

Direction des bibliothèques

AVIS

Ce document a été numérisé par la Division de la gestion des documents et des archives de l'Université de Montréal.

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

This document was digitized by the Records Management & Archives Division of Université de Montréal.

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Les interventions sont-elles modulées par l'intensité du conflit initial
chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*) ?

par

Louis-Bruno Théberge

Département d'anthropologie
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de
Maître ès sciences (M. Sc.)
en anthropologie

avril, 2008

© Louis-Bruno Théberge, 2008



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé :

Les interventions sont-elles modulées par l'intensité du conflit initial
chez le macaque crabier (*Macaca fascicularis*)?

présenté par :

Louis-Bruno Théberge

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Isabelle Ribot : président-rapporteur
Bernard Chapais : directeur de recherche
Michelle Drapeau : membre du jury

RÉSUMÉ

Les conflits sont fréquents dans les groupes sociaux de primates non humains. Plusieurs études ont démontré que l'apparement génétique, le rang de dominance, le sexe et l'âge sont autant de variables qui modulent la propension d'un tiers parti à intervenir dans un conflit. Le but du présent projet est de savoir si, en plus de ces variables, l'intensité du conflit initial, mesurée tant par les comportements agressifs que par les comportements de soumission, constitue un paramètre qui module les schèmes d'interventions, notamment la propension à intervenir et l'intensité de l'intervention. Nous avons obtenu des données sur 3165 conflits et 520 interventions dans un groupe de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*) vivant au Laboratoire de primatologie comportementale de l'Université de Montréal. Nos résultats indiquent que lorsque l'intervenant et l'individu aidé étaient apparementés ($r \geq 0.25$), (1) les femelles aidaient davantage une victime dont l'intensité de la soumission était élevée plutôt que faible, (2) qu'elles étaient prêtes à encourir des risques élevés en attaquant un individu qui leur était dominant et (3) que l'intensité de leur intervention était corrélée positivement avec l'intensité du conflit initial. De façon contrastée, lorsque l'intervenant et l'individu appuyé n'étaient pas apparementés, (4) les femelles adultes appuyaient plus souvent une victime subissant une agression de faible intensité, (5) les jeunes femelles appuyaient plus souvent un agresseur attaquant à faible intensité et (6) davantage une victime se soumettant à faible intensité et (7) que l'intensité des interventions n'était pas corrélée à celle du conflit initial. Ces résultats supportent l'hypothèse que l'aide apportée à des victimes apparementées est de nature altruiste plutôt qu'égoïste et montrent que la motivation à intervenir pour une parente augmente avec le degré de détresse que celle-ci manifeste. Lorsque l'intervenant n'est pas apparementé à l'individu qu'il appuie, une stratégie à faibles risques est davantage utilisée.

Mots clés: anthropologie biologique, primate, macaque, agression, conflit, intervention, parenté.

ABSTRACT

Aggressive interventions in conflicts are frequent in nonhuman primate groups. Several studies have shown that kinship, dominance rank, sex and age are as many factors that affect the propensity of individuals to intervene aggressively in ongoing conflicts. The aim of the present project is to assess whether the intensity of a conflict also affects an individual's propensity to enter that conflict and the intensity of its intervention. We collected data on 520 interventions and 3165 agonistic encounters in a captive group of long-tailed macaques (*Macaca fascicularis*) housed at the University of Montreal Laboratory of Behavioral Primatology. Our results indicate that when interveners and beneficiaries were closely related ($r \geq 0.25$), 1) females joined victims more often when the latter performed high-intensity submission, 2) females could intervene against higher ranking individuals and risk injuries in this context, and 3) the intensity of interventions correlated positively with the intensity of conflicts. In contrast, when interveners and beneficiaries were unrelated, 4) adult females helped victims more often when the latter received low rather than high-intensity aggression, 5) young females joined aggressors more often when the latter directed low-intensity aggression, and 6) victims more often when they submitted at low intensity and 7) the intensity of interventions did not correlate with the intensity of conflicts. These results suggest that interventions performed on behalf of kin are altruistic rather than selfish, and that an intervener's motivation increases with the degree of distress exhibited by the victim. When interveners and beneficiaries are unrelated a low-cost strategy is favored.

Key words: biological anthropology, primate, macaque, aggression, intervention, agonistic intervention, kinship.

TABLE DES MATIÈRES

LISTE DES TABLEAUX _____	vii
LISTE DES FIGURES _____	viii
REMERCIEMENTS _____	x
INTRODUCTION _____	1
MATÉRIEL ET MÉTHODES _____	8
Sujets d'étude et environnement	8
Collecte de données et définitions	9
Collecte de données	9
Définitions et critères de compilation	10
Rang de dominance	13
Analyse statistique	14
RÉSULTATS _____	16
1. Relation entre l'intensité du conflit initial et la propension à intervenir _____	16
1.1. L'intensité de l' <i>agression</i> affecte-t-elle la propension à intervenir?	18
1.1.1. Lorsque l'intervenant appuie la victime	18
1.1.2. Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur	20
1.2. L'intensité de la <i>soumission</i> affecte-t-elle la propension à intervenir?	22
1.2.1. Lorsque l'intervenant appuie la victime	22
1.2.2. Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur	23
1.3. Effet de la dominance sur les patrons d'intervention	26
2. Relation entre l'intensité du conflit initial et l'intensité de l'intervention _____	28

2.1. L'intensité de l'agression affecte-t-elle l'intensité de l'intervention ?	29
2.1.1. Lorsque l'intervenant appuie la victime	29
2.1.2. Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur	30
2.2. L'intensité de la soumission affecte-t-elle l'intensité de l'intervention ?	31
2.2.1. Lorsque l'intervenant appuie la victime	31
2.2.2. Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur	32
DISCUSSION	34
Effet de l'intensité d'un conflit initial sur les interventions entre parents	34
Effet de l'intensité d'un conflit initial sur les interventions entre non parents	37
L'effet de l'intensité d'un conflit initial sur la propension à intervenir des mâles	42
RÉFÉRENCES	44

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Classement des comportements agonistiques selon les cinq niveaux initiaux d'intensité.

Tableau 2 : Classement modifié des comportements agonistiques selon une intensité faible ou forte.

Tableau 3 : Hiérarchie de dominance des 24 sujets à l'étude pour la *première* semaine d'observation. Individus en bleu: mâles ; rouge: vieilles femelles ; **noire:** jeunes femelles.

Tableau 4 : Hiérarchie de dominance des 24 sujets à l'étude pour la *dernière* semaine d'observation. Individus en bleu: mâles ; rouge: vieilles femelles ; **noire:** jeunes femelles.

Tableau 5 : Tableau récapitulatif des résultats concernant l'influence de l'intensité d'un conflit initial sur la propension à intervenir.*

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Composition du groupe suivant la filiation matrilineaire, l'année de naissance et le sexe. □ : mâles ; ○ : femelles. Les individus en blanc correspondent aux sujets considérés dans l'étude.

Figure 2. Graphiques représentant l'occurrence (%) des différentes catégories de soumission en fonction du niveau d'intensité des agressions.

Figure 3. Droite de régression entre l'intensité de l'agression et l'intensité de la soumission. Contrairement aux diagrammes de dispersion conventionnels (qui reposent sur des variables quantitatives), celui-ci expose la relation entre deux variables ordinales. Ainsi, pour rendre compte de tous les points présents dans le graphique, la taille des marqueurs est proportionnelle au nombre d'interactions observées. Échelle de la taille des points : •, [1, 170]; •, [171, 340]; •, [341, 510]; •, [511, 680]; •, [681, 850]; •, [851 et +].

Figure 4. Diagrammes montrant un intervenant s'immisçant dans un conflit préexistant (initial) en appuyant soit la victime (a), soit l'agresseur (b). Une flèche (→) représente une agression.

Figure 5. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'agression selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui-ci appuie la victime.

Figure 6. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'agression pour des intervenants appuyant une victime apparentée, selon que ces intervenants soient mâles ou femelles.

Figure 7. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'agression selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient la victime.

Figure 8. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'agression selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui-ci appuie l'agresseur.

Figure 9. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'agression selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient l'agresseur.

Figure 10. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de soumission selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui-ci appuie la victime.

Figure 11. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient la *victime*.

Figure 12. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui appuie l'*agresseur*.

Figure 13. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient l'*agresseur*.

Figure 14. Diagramme montrant les fréquences d'intervention des femelles (PRO: l'intervenant agresse un individu qui lui est subordonné; CONTRA: l'intervenant agresse un individu qui lui est dominant).

Figure 15. Droites de régression entre l'intensité de l'agression initiale et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie une victime apparentée (▲) et lorsque l'intervenant appuie une victime non apparentée (●). Échelle de la taille des points : •, [1, 7]; ●, [8,14]; ●, [15, 21]; ●, [21 et +. La même échelle s'applique pour les apparentés (▲).

Figure 16. Droites de régression entre l'intensité de l'agression initiale et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie un agresseur apparenté (▲) et lorsque l'intervenant appuie un agresseur non apparenté (●).

Figure 17. Droites de régression entre l'intensité de la soumission et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie une victime apparentée (▲) et lorsque l'intervenant appuie une victime non apparentée (●).

Figure 18. Droites de régression entre l'intensité de la soumission et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie un agresseur apparenté (▲) et lorsque l'intervenant appuie un agresseur non apparenté (●).

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier tout spécialement:

Bernard Chapais: pour m'avoir poussé à donner le meilleur de moi-même, m'avoir encouragé à développer mes intuitions et structurer mes idées; la qualité de la formation acquise sous ta supervision est inestimable; tes conseils m'auront servi et me serviront bien au-delà des limites de ce travail;

Carole Gauthier: pour avoir partagé avec moi tes connaissances sur le comportement social des primates; je me sens extrêmement privilégié d'avoir observé ces bestioles en ta compagnie;

Jean Prud'Homme: pour ta grande disponibilité, ton aide dans la compilation de mes données et leur analyse statistique;

Marie, ma mère: pour tes encouragements répétés, ton sens critique on ne peut plus aiguisé et tes commentaires à des versions antérieures de ce mémoire;

Rémi, mon père: pour ton écoute, ton soutien moral et toutes ces discussions qui m'ont grandement aidé à aller de l'avant dans mes projets d'études;

Ma famille, mes amis et mes coloc: pour m'avoir permis de délaisser mes études pour me ressourcer; Constance, Camille, Claudiane, Édith, François, Julie et Steven, pour toutes ces conversations autant inspirantes que divertissantes, qu'elles aient eu lieu au local ou dans un bar pas très loin;

J'aimerais également remercier de façon particulière Jeanne Mablonde, pour m'avoir trouvé intéressant à la bibliothèque, malgré mon air bête. Merci d'être présente dans ma vie; tu peux maintenant compter sur moi pour ta rédaction...

INTRODUCTION

Chez les primates qui vivent en groupes sociaux, les interactions dyadiques sont récurrentes et quotidiennes. Elles conduisent à l'établissement de relations intra et intersexuelles dont les réseaux déterminent une organisation sociale plus ou moins complexes (voir Hinde, 1976). Dans ces sociétés, les sources potentielles de conflits sont nombreuses et variées (Mason & Mendoza, 1993). En fait, il n'existe pratiquement aucun contexte social où des conflits ne puissent occasionnellement survenir (Chalyan & Meishvili, 2007). Selon Mason (1993), les conflits sont dus à certaines incompatibilités, discordances ou résistances dans les comportements des individus impliqués lors d'un échange social. Ils sont donc inévitables.

Or, ces conflits (rencontres agressives ou agonistiques) sont susceptibles d'exposer les individus impliqués à de graves blessures (Ruehlmann et *al.*, 1988; Camperio & Machairas, 2003). C'est la raison pour laquelle les individus appartenant à ces espèces sociales ont su adopter des comportements dits *régulateurs* leur permettant de réduire les risques de blessures. L'adoption de ces comportements leur a également permis de maintenir les réseaux de relations sociales qui les caractérisent (Ehardt & Bernstein, 1993). Chez les primates non humains, ces comportements régulateurs peuvent être essentiellement dyadiques. Les épisodes de réconciliation post-conflictuels (Silk, 2002; Arnold & Aureli, 2007; Cooper et *al.*, 2007) sont un bon exemple. Le fait que les comportements agonistiques s'organisent via des relations de dominance joue également un rôle dans leur régulation (Rowell, 1974). Ces relations de dominances peuvent, via les comportements de soumission, diminuer l'occurrence des conflits potentiels et prévenir leur intensification (Ehardt & Bernstein, 1992). De plus, la gradation des comportements d'agression permet de moduler l'intensité d'un conflit en fonction de la motivation de l'individu et de la réponse de la victime. La soumission et sa ritualisation permettent aussi de répondre de manière adaptée aux comportements agressifs d'un opposant. Selon Bernstein et Ehardt (1985a), cette gradation canalise l'agression vers des formes d'interactions qui éliminent ou réduisent les

risques de blessures sévères. Grâce à cette canalisation, les comportements d'agression n'entraînent pas l'éclatement du groupe mais un simple réajustement des proximités et des distances entre les individus dans un contexte de cohésion sociale (Deputte, 2007).

Par ailleurs, il arrive couramment que les rencontres agressives impliquent plus de deux individus (conflits polyadiques). Déjà dans les années 1960, Bernstein (1964, 1966) rapportait des cas de rencontres agressives lors desquelles un tiers parti intervient et participe agressivement au conflit. De fait, s'immiscer et prendre part à un conflit préexistant (initial) en appuyant un des deux adversaires constitue la forme la plus commune d'intervention chez les primates non-humains (Petit & Thierry, 2000)¹. Le présent travail porte sur l'influence de l'intensité du conflit initial sur la propension à intervenir agressivement et sur l'intensité de l'intervention dans un groupe captif de macaques crabiers (*Macaca fascicularis*).

De nombreuses études se sont intéressées aux causes proximales et fonctionnelles des interventions lors de conflits, ou à la dynamique des interventions chez les macaques (études générales sur le genre *Macaca*: Boehm, 1981; Datta, 1983; Ehardt & Bernstein, 1992; Chapais, 1995; Thierry, 2000; Anderson, 2005 ; Bernstein, 2007; études spécifiques: *M. fascicularis*: de Waal et al., 1976; de Waal, 1977; Kaplan & Manuck, 1985; Swick & Kaplan, 1985; *M. fuscata*: Watanabe, 1979; Chapais, 1987, 1988; Chapais et al., 1987; Mashida, 1990; Mashida et al., 1991; Chapais et al., 1995; Prud'Homme & Chapais, 1996; Chapais et al., 1997; *M. mulatta*: Kaplan, 1977, 1978; Gouzoules et al., 1984; Bernstein & Ehardt, 1985a, 1985b, 1985c, 1986; Kaplan et al., 1987; Gouzoules & Gouzoules, 1990; Widdig et al., 2006; *M. nemestrina*: Massey, 1977; Flack & de Waal, 2000; *M. radiata*: Stynes et al., 1968; Silk, 1982, 1992 ; *M. sylvanus*: Prud'Homme & Chapais, 1993; *M. tonkeana*: Petit & Thierry, 1991, 1994). D'autres études se sont penchées davantage sur les aspects ontogénétiques et

¹ Petit & Thierry (2000) distinguent les interventions agressives des interventions dites *pacifiques* (toilettage, présentation sexuelle, etc.). De plus, ils distinguent les cas où un tiers parti s'immisce dans un conflit et agresse un des deux adversaires (intervention unilatérale), des cas où un tiers parti s'immisce dans un conflit et agresse consécutivement les deux adversaires (intervention bilatérale).

cognitifs des interventions, tels que les mécanismes de reconnaissance des alliés potentiels et les processus d'acquisition du rang de dominance (Berman, 1980; Walters, 1980; Horrocks & Hunte, 1983; Pereira, 1989; Cheney & Seyfarth, 1990; Harcourt & de Waal, 1992; Chapais & Gauthier, 1993; Chapais, 1995). La grande majorité des études ont tenté d'expliquer les comportements d'intervention en focalisant sur les variables associées au « profil » des individus. On a constaté que les principales variables qui affectent la propension des individus à s'immiscer dans un conflit sont : l'apparement génétique (Cheney, 1977; Kaplan, 1977, 1978; Massey, 1977; de Waal, 1978; Bernstein & Ehardt, 1985c), le rang de dominance (Cheney, 1977; Kaplan, 1977; Bernstein & Ehardt, 1985c; Kaplan & Manuck, 1985; Chapais, 1995; Prud'Homme & Chapais, 1996), le sexe (Kaplan, 1977; Massey, 1977; Bernstein & Ehardt, 1985a, 1985c; Kaplan & Manuck, 1985; Kaplan *et al.*, 1987;) et l'âge (Massey, 1977; Bernstein & Ehardt, 1985a, 1985c).

Toutefois, très peu d'études se sont attardées à l'influence possible de l'intensité du conflit initial sur la dynamique des conflits polydyadiques. C'est précisément dans cet aspect que résident la pertinence et la particularité de ce travail. Nous voulons savoir si l'intensité de l'agression et celle de la soumission lors du conflit initial affectent la probabilité que les individus témoins du conflit interviennent et si l'intensité de l'agression et de la soumission modulent la manière dont l'intervention sera menée. Il est possible de trouver dans la littérature certaines observations liées à cette problématique, mais aucune étude ne s'intéresse précisément à l'influence possible de l'intensité du conflit initial sur l'occurrence et la nature des interventions.

Dans une étude qui tente de cerner les paramètres expliquant les patrons d'intervention et leurs implications dans l'organisation sociale d'un groupe de macaques rhésus, Kaplan (1977) fait une première observation sur le rapport entre l'intensité des comportements d'agression et les interventions. Bien qu'il ne présente aucune donnée, il remarque que les interventions surviennent « relativement » plus souvent dans les conflits avec morsures. Dans un deuxième article portant sur le même groupe d'étude, Kaplan (1978) rapporte que 39 % des

conflits avec morsures mènent à des interventions, alors que ce taux est seulement de 9 % pour les conflits sans morsure. De plus, les femelles interviennent plus souvent que les mâles et cette tendance est plus marquée lors des conflits avec morsures, soit 77 % au lieu de 68 %. En fait, il semble que les femelles appuient plus souvent la victime que l'agresseur lorsque l'agression subie par cette dernière est de forte intensité, alors que cela n'est pas le cas pour les intervenants mâles (Kaplan, 1977 et 1978). On ne sait toutefois pas si ces résultats sont statistiquement significatifs ou non (par exemple, la différence liée au sexe pourrait simplement être due au fait que les femelles sont quatre fois plus nombreuses que les mâles dans le groupe à l'étude). Chez le macaque de Tonkean, la proportion des interventions est significativement supérieure lors de conflits avec contacts physiques (Petit & Thierry, 1994). Cela est également observé chez le capucin brun (*Cebus apella*), où 38 % des conflits de forte intensité mènent à des interventions, alors que la proportion est de 14 % dans le cas des rencontres agressives de faible intensité (Ferreira et al., 2006).

De même, chez le chimpanzé, il semble que la propension à intervenir dépende en partie de l'intensité du conflit initial. De Waal et van Hoof (1981) constatent que les conflits impliquant la forme la plus sévère d'agression, la morsure, mènent dans 46 % des cas à une intervention par un tiers parti, contrairement à 2 % pour l'ensemble des conflits restants. Ils suggèrent également que la perception visuelle de l'acte de violence constitue la variable dominante qui pousse un tiers parti à intervenir dans le conflit. Ils notent enfin que les agressions sévères provoquent habituellement des soumissions bruyantes de la part des victimes et que ces réactions peuvent constituer un élément important dans la propension à intervenir.

En fait, les vocalisations associées aux comportements de soumission jouent un rôle significatif dans l'obtention d'aide (Gouzoules & Gouzoules, 2007). Une hypothèse veut que les cris de détresse donnent de l'information sur la sévérité de l'agression de même que sur l'identité des adversaires selon leur rang de dominance relatif et leur degré d'apparement. Par exemple, des cris de

soumission puissants et atones indiquent que l'agression est commise par un individu occupant un haut rang dans la hiérarchie et qu'elle implique un contact physique telle une morsure. Des cris dont le patron de fréquences est fortement courbé (cris dits « arché ») sont, quant à eux, typiques des agressions de faible intensité et majoritairement émis par des individus occupant le bas de la hiérarchie. Gouzoules et *al.* (1984 et 1986) et Gouzoules & Gouzoules (1990) rapportent que les mères chez le macaque rhésus interviennent plus vigoureusement et plus souvent pour leur progéniture lorsque ces derniers émettent des cris de forte intensité reflétant un haut niveau de danger. Ainsi, l'information fournie par les cris de soumission influence l'occurrence des interventions. Sans que cela soit leur l'objectif principal, d'autres études font mention d'observations semblables (Cheney, 1977; de Waal, 1977; Bernstein & Ehardt, 1985c).

Il est difficile de déterminer ce qui précisément pousse un individu à s'immiscer dans un conflit et à appuyer l'un des deux adversaires. Est-ce la simple présence de comportements perturbateurs ou de bruits au sein du groupe qui amène un individu à s'immiscer dans un conflit ? Est-ce la motivation à défendre un proche ou un allié, ou plutôt l'intérêt personnel, par exemple, l'opportunité d'attaquer l'un des deux adversaires ? Les théories de la sélection parentale (Hamilton, 1964) et de l'altruisme réciproque (Trivers, 1971) sont souvent utilisées pour expliquer les causes ultimes des interventions dans les conflits. Selon la théorie d'Hamilton, on s'attend à ce qu'une mère appuie davantage sa fille que tout autre individu. Comme la mère partage la moitié de ses gènes avec sa fille, elle tend à préserver le succès reproducteur de sa fille et ainsi compenser les coûts liés à l'intervention. Selon la théorie de la sélection parentale, on s'attend à ce qu'une mère intervienne d'autant plus souvent que l'agression subie par sa fille est intense ou que l'intensité de la soumission est élevée. De plus, le lien à long terme mère-enfant permettrait d'étendre cet effet à l'ensemble des autres dyades d'apparentés maternels (Chapais, 2001; Chapais & Bélisle, 2004). Toutefois, dans le cas où l'intervenant appuie une victime qui ne lui est pas apparentée, la théorie de l'altruisme réciproque est davantage pertinente. On

s'attend à ce qu'un individu appuie une victime non apparentée en retour de bénéfices futurs tel qu'un appui lors d'un conflit. Cela implique un système d'échanges réciproques entre les deux individus, c'est-à-dire la coopération selon la définition qu'en font Kappeler & van Schaik (2006). Toutefois, un tel système est peu probable car, selon Stevens & Hauser (2004), son développement exige la présence de capacités cognitives que les singes n'ont pas, notamment l'évaluation précise des coûts et bénéfices des actions et leur appréciation dans le temps. Selon eux, les singes - et la très grande majorité des animaux - semblent privilégier de petits bénéfices immédiats aux bénéfices plus importants et indirects. Certains pensent que cette coopération pourrait, chez la plupart des espèces, faire appel à des mécanismes motivationnels simples, beaucoup moins exigeants au niveau cognitif (Brosnan & de Waal, 2002; de Waal & Brosnan, 2006). Chapais (1995) propose une autre possibilité, l'égoïsme mutuel, selon laquelle les bénéfices pour l'intervenant ne sont pas obtenus ultérieurement à l'action posée, mais plutôt immédiatement. Par exemple, on sait que les singes peuvent appuyer un agresseur pour renforcer leur statut de dominance par rapport à la cible visée ou encore pour renforcer la relation affiliative avec l'agresseur (Kaplan, 1977; de Waal, 1977; Bernstein & Ehardt, 1985b; Chapais, 1995; Chapais et *al.*, 1995; Prud'homme et Chapais, 1996). Dans ce cas, il y a apparence d'aide, l'intervenant satisfaisant ses propres intérêts. Ici, la relation dyadique relève davantage du mutualisme que de la coopération. On pourrait donc s'attendre à ce qu'une femelle attaque plus souvent une victime non apparentée qui se soumet fortement et qui présente un faible risque de contre-attaque. Selon la même logique, une femelle pourrait attaquer davantage une victime non apparentée qui subit une agression sévère.

Le but de ce travail est double. Dans un premier temps, nous voulons savoir si l'intensité d'un conflit initial influence d'une quelconque manière *la propension des individus à intervenir*. Pour ce faire, nous avons contrôlé l'effet de l'apparement, du rang de dominance, du sexe et de l'âge. Nous avons aussi contrôlé l'identité du bénéficiaire (agresseur ou victime). Dans un deuxième temps, nous voulons savoir si l'intensité du conflit initial influence *l'intensité de l'intervention*, elle-même. Bien que l'on sache que certaines variables modulent la

propension à intervenir, aucune étude à ce jour n'a cherché à savoir si ces variables modulaient l'intensité de l'intervention.

Une autre particularité de ce projet réside dans sa méthodologie. L'étude a été réalisée sur un groupe captif de macaques crabiers. Cela a permis l'enregistrement d'une grande quantité de rencontres agressives dans d'excellentes conditions d'observabilité. Comme le mentionnent Bernstein & Ehardt (1985c), des observations effectuées sur un groupe évoluant dans de grands espaces rendent difficile un enregistrement statistiquement représentatif des conflits. Comme plusieurs comportements agonistiques peuvent être silencieux, il peut y avoir un biais favorable pour les conflits dits « dramatiques » (poursuites, cris perçants, etc.) versus les conflits plus « calmes » (menaces à distance, quitte, etc.). En outre, pour qu'il y ait appui agonistique dans un conflit initial, cela exige qu'un tiers parti soit conscient du conflit et qu'il ait la possibilité d'intervenir. Or, le laboratoire de primatologie de l'université de Montréal permettait d'établir l'identité des individus qui avaient l'opportunité d'intervenir. Du coup, cela a permis de calculer des *taux d'intervention* en rapport avec les possibilités réelles d'intervention de chaque individu.

MÉTHODES

SUJETS D'ÉTUDE ET ENVIRONNEMENT

L'étude a été réalisée entre les mois de janvier et avril 2005. Le groupe de macaques crabiers (*M. fascicularis*) observé résidait au laboratoire de primatologie du département d'anthropologie de l'Université de Montréal et provenait de la Division des Ressources Animales de Santé Canada (Ottawa). Au début de la phase d'observation, le groupe était composé de 26 individus répartis de la façon suivantes : 18 adultes, âgés de 4 ans et plus (deux mâles, 16 femelles), six adolescents de 3 ans, immatures sexuellement (trois mâles et trois femelles) et deux nouveaux-nés. Six naissances sont survenues durant les semaines subséquentes. L'âge exact et le degré d'apparementement étaient connus pour tous les membres du groupe (Figure 1). Tous les individus ont été choisis comme sujets d'étude, à l'exception des huit nouveaux-nés dont le rôle exact dans les interactions agonistiques était difficile à identifier parce qu'ils étaient habituellement agrippés à leur mère et qu'ils n'avaient pas encore développé les habiletés physiques pour effectuer l'ensemble des comportements étudiés.

Les animaux avaient accès à deux pièces intérieures (de 24 m² chacune) reliées via une unique porte coulissante (≈ 0.16 m²). Il était impossible pour un sujet présent dans une pièce de voir ce qui se passait dans l'autre. Les pièces

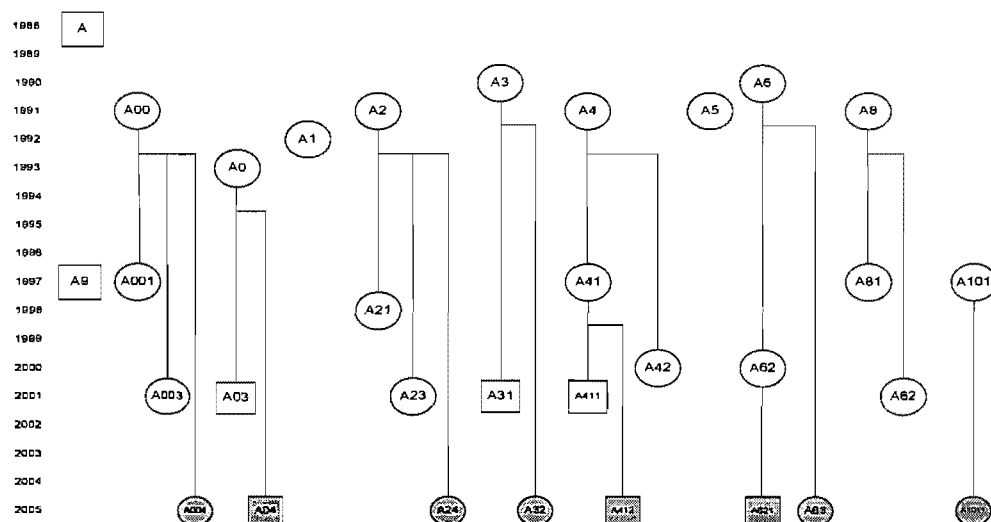


Figure 1. Composition du groupe suivant la filiation matrilinéaire, l'année de naissance et le sexe. □ : mâles ; ○ : femelles. Les individus en blanc correspondent aux sujets considérés dans l'étude.

étaient équipées de différents dispositifs (passerelles, cordes et chaînes, pneus, etc.) permettant des déplacements dans les trois dimensions. Les animaux recevaient quotidiennement : eau, fruits, légumes, biscuits pour singes et diverses graines, distribués aléatoirement sur des copeaux de bois recouvrant le sol.

COLLECTE DE DONNÉES ET DÉFINITIONS

Collecte de données

Les données ont été enregistrées au cours de séances d'observation d'une durée d'une heure. Lors de chacune de ces séances, deux méthodes d'observation étaient utilisées. D'abord, cinq sujets étaient suivis à tour de rôle pendant une période de dix minutes à l'aide de la méthode d'observation centrée sur le sujet (Altmann 1974). Tous les comportements étaient alors notés. L'ordre de sélection des sujets était déterminé au hasard et chacun de ces derniers était suivi au moins une fois quotidiennement. Parallèlement, une observation *ad libitum* (Altmann 1974) permettait de colliger un maximum d'informations sur les comportements agonistiques de tous les sujets à l'étude, à l'exception de l'individu focal. L'enregistrement des données a été réalisé à l'aide d'un enregistreur vocal numérique. Pour chaque interaction agonistique enregistrée, une liste des individus se trouvant dans la pièce où l'interaction se déroulait était dressée. Comme il est admis que les vocalises informent les membres d'un groupe autant sur l'identité des adversaires que sur la nature de l'événement agonistique (Green, 1975; Cheney & Seyfarth, 1982; Gouzoules et *al.*, 1984; 1986), nous avons assumé que c'est seulement lorsque les conflits initiaux impliquaient des interactions vocales, grognements et/ou cris perçants, que les sujets présents dans la pièce adjacente avaient une opportunité d'intervenir dans le conflit. Dans le cas de conflits exempts de vocalises, nous assumions que seuls les individus présents dans la pièce où avait lieu le conflit en avaient connaissance et étaient en mesure d'intervenir.

Les données ont été recueillies par deux observateurs (L.-B. Théberge et C. Gauthier), qui ont cumulé ensemble 429 heures d'observation, soit une moyenne de 33 heures par semaine pendant 13 semaines. Un test de concordance inter-observateurs avait préalablement été effectué et réussi ($\geq 90\%$).

Définitions et critères de compilation

Le terme *conflit* est ici défini comme toute interaction dyadique initiée par un comportement agressif de la part d'un individu *agresseur* envers un individu qui se soumet, la *victime*. Lors d'une *intervention agressive* (ci-après, le terme *intervention agressive* sera substitué par le terme *intervention*), un individu, l'*intervenant*, se joint spontanément ou à la suite d'une sollicitation à un conflit préexistant (conflit initial) et prend parti pour l'un ou l'autre des adversaires, par le biais d'un comportement agressif. On dira dans ce cas que l'intervenant *appuie* l'agresseur, ou alors qu'il *appuie* la victime. Dans les deux cas, l'intervenant pourra appuyer un individu apparenté ou non (ci-après, le terme *parent* sera substitué au terme *individu apparenté*). L'individu agressé par l'intervenant sera qualifié de *cible* et celui aidé, de *bénéficiaire* (Chapais, 1995). De plus, lorsque l'intervenant domine la cible, on dira de l'intervention qu'elle respecte la hiérarchie (intervention PRO). Dans la cas contraire, l'intervenant agresse un individu qui le domine et l'intervention va à l'encontre de la hiérarchie (intervention CONTRA). Dans le cas d'agressions répétées entre deux individus (intervalle inférieur à une minute), seules l'agression et la soumission les plus sévères étaient retenues. On considère ainsi l'intensité de l'agression et l'intensité de la soumission comme étant les deux composantes de l'intensité d'un conflit initial. Si plusieurs sujets se joignaient au conflit initial, seul le premier intervenant était considéré. Selon ces termes, 520 interventions agressives menées par des mâles et des femelles ont été observées parmi 3165 conflits initiaux.

Au début de l'étude, et conformément aux critères de compilation des comportements agonistiques du laboratoire de primatologie, cinq niveaux d'intensité ont été définis pour les comportements d'agression et de soumission (Tableau 1). Ce classement a été élaboré de manière à ce que le gradient d'intensité reflète une continuité dans la variation de l'état émotionnel des individus observés (selon le cadre conceptuel d'Aureli & Schaffner, 2002 ; cf. Gray, 1987; Aureli & Smucny, 2000). À ce classement, deux modifications ont été apportées.

Tableau 1 : Classement des comportements agonistiques selon les cinq niveaux initiaux d'intensité.

Niveaux d'intensité	Comportements d'agression	Comportements de soumission
Intensité 1:	Regard dirigé, bouche ouverte	Évite, évite regard, quitte
Intensité 2:	Se précipite vers, tape dans le vide, grognement	Quitte précipitamment
Intensité 3:	Poursuite	Cri perçant
Intensité 4:	Agrippe, pousse, tape, lutte, saute sur	Grimace de peur
Intensité 5:	Morsure	Se tapit

D'abord, le nombre de niveaux d'intensité fractionnait notre échantillon de conflits au point où il empêchait une analyse statistique robuste et précise. Les niveaux d'intensité 1 et 2 ont donc été regroupés en un niveau de « faible intensité », puis les niveaux 3, 4 et 5 en un niveau de « forte intensité ». La littérature indique que les critères de compilation diffèrent beaucoup d'une étude à l'autre. Cela vaut autant pour le nombre de catégories de niveaux d'intensité, qui peut varier de deux à sept, que pour l'assignation des comportements dans ces mêmes catégories (e.g. Altmann, 1962; van Hooff, 1967; de Waal et *al.*, 1976; Kaplan, 1977; de Waal & van Hoof, 1981; Bernstein et *al.*, 1983; Petit & Thierry, 1994; Call et *al.*, 1999; Malone et *al.*, 2000; Pereira et *al.*, 2000; Arnold & Whiten, 2001; Cooper & Bernstein, 2002; Fuentes et *al.*, 2002; Leca et *al.*, 2002; Roeder et *al.*, 2002; Cleveland et *al.*, 2004; Flack et *al.*, 2005; Schino et *al.*, 2005). Or, bien que ces variations aient également été constatées dans des études ayant porté sur une même espèce, une constante ressort. Peu importe les critères, les agressions physiques ne se retrouvent jamais dans la même catégorie que les menaces. La fusion des catégories du tableau a ainsi permis dans un premier temps de rendre l'analyse statistique possible, mais également d'harmoniser nos critères avec ceux des autres études. De la même manière, les catégories de comportements de soumission ont été modifiées en regroupant les catégories 1 et 2, puis 3, 4 et 5.

Tel que mentionné précédemment, les niveaux d'intensité se voulaient des indicateurs de l'état émotionnel des sujets. Or, une analyse de l'occurrence des comportements de soumission révèle que la soumission d'intensité 4, soit la

grimace de peur, ne variait pas selon le contexte (Figure 2). Peu importe la sévérité de l'agression (intensité 1 à 5), la probabilité que la victime se soumette par une *grimace de peur* était la même. En revanche, les soumissions d'intensité 1, 2, 3 et 5 augmentaient ou diminuaient selon l'intensité de l'agression. On en a

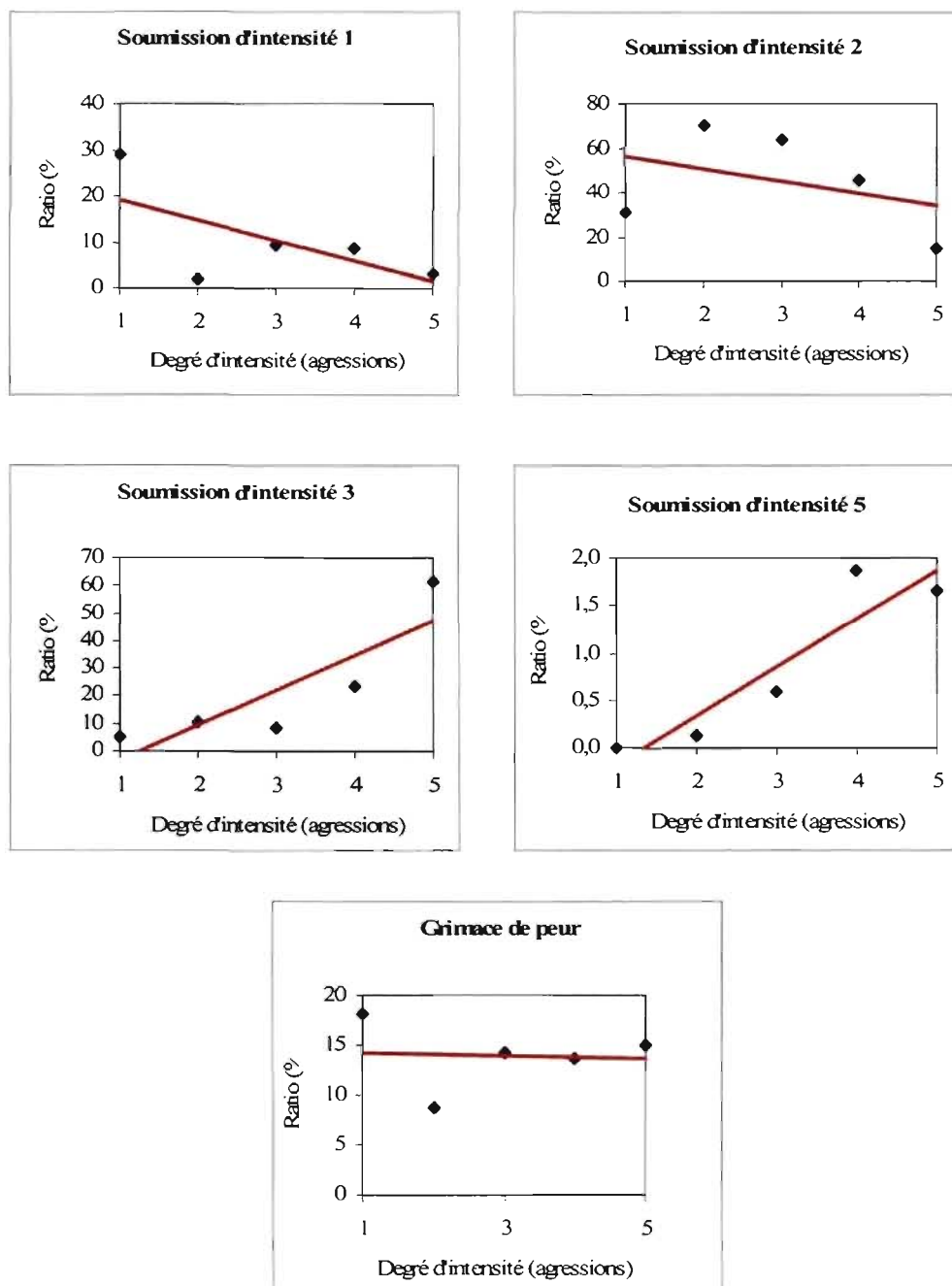


Figure 2. Graphiques représentant l'occurrence (%) des différentes catégories de soumission en fonction du niveau d'intensité des agressions.

déduit que la *grimace de peur* tenait davantage d'un comportement ritualisé de la part d'un individu subordonné vis-à-vis un dominant (de Waal & Luttrell, 1985; Flack & de Waal, 2007), qu'à une manifestation de l'état émotionnel de l'individu, tel un *cri perçant* par exemple. Le comportement de soumission *grimace de peur* a donc été éliminé des analyses portant sur l'intensité de la soumission.

Le tableau 2 montre le classement des comportements d'agression et de soumission suite au regroupement des niveaux d'intensité et au retrait du comportement *grimace de peur*.

Tableau 2 : Classement modifié des comportements agonistiques selon une intensité faible ou forte.

Niveaux d'intensité	Comportements d'agression	Comportements de soumission
Faible intensité	Regard dirigé, bouche ouverte, se précipite vers, tape dans le vide, grognement	Évite, évite regard, quitte, quitte précipitamment
Forte intensité	Poursuite, agrippe, pousse, tape, lutte, saute sur, morsure	Cri perçant, se tapit

Rang de dominance

La structure sociale des groupes de macaques crabiers s'organise autour d'une hiérarchie de dominance de type matrilineaire typique, autant en captivité (Angst, 1975; de Waal, 1977; Netto & van Hoof, 1986) qu'en milieu naturel (van Noordwijk & van Schaik, 1999). Ces hiérarchies sont habituellement linéaires et stables, et les rangs de dominance peuvent être déterminés dès la naissance (van Noordwijk & van Schaik, 1999). Le groupe à l'étude présente toutefois des particularités. La majorité des filles y dominent leur mère, alors que le patron inverse est habituellement la norme, (pour comprendre l'ontogenèse de ces relations de dominance, voir Chapais & Gauthier, 1993). Aussi, plusieurs changements dans les rangs de dominance des sujets ont été relevés lors de la

période d'observation. Cela est en parti explicable par l'appui inconditionnel du mâle alpha (A9), à partir de la deuxième semaine d'observation, pour la femelle la plus subordonnée du groupe (A101). De plus, contrairement aux relations de dominance unidirectionnelles généralement observées chez cette espèce, notre groupe se distingue par la présence de relations de dominance bidirectionnelles (dyades pour lesquelles les agressions peuvent être menées par les deux individus). Ces relations représentent plus de 16 % des dyades de notre groupe (27 sur 160).

Pour ces raisons, une hiérarchie de dominance des 24 sujets à l'étude a été élaborée pour chaque semaine d'observation, selon la direction de plus de six mille signaux dyadiques de soumission (*cf.* de Waal, 1977). Cela nous a permis de contrôler l'effet de la dominance et de présenter les résultats sous forme de tableau de fréquence. Les hiérarchies de la première et dernière semaine sont présentées aux tableaux 3 et 4, respectivement, et offrent un aperçu de l'instabilité observée dans le groupe étudié, particulièrement entre les individus occupant la deuxième moitié de la hiérarchie.

Tableau 3 : Hiérarchie de dominance des 24 sujets à l'étude pour la *première* semaine d'observation. Individus en bleu: mâles ; rouge: vieilles femelles ; **noire**: jeunes femelles.

Individus	A9	A7	A3	A31	A6	A23	A62	A42	A21	A82	A81	A2
Rang	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

Individus	A41	A411	A4	A8	A003	A1	A5	A00	A03	A0	A101	A001
Rang (suite)	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24

Tableau 4 : Hiérarchie de dominance des 24 sujets à l'étude pour la *dernière* semaine d'observation. Individus en bleu: mâles ; rouge: vieilles femelles ; **noire**: jeunes femelles.

Individus	A9	A7	A3	A31	A6	A23	A62	A42	A21	A82	A81	A2
Rang	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	13

Individus	A41	A411	A4	A8	A003	A1	A5	A00	A03	A0	A101	A001
Rang (suite)	16	17	18	12	15	19	22	20	21	23	14	24

ANALYSE STATISTIQUE

Le test de rangs non paramétrique de Wilcoxon pour échantillons appariés a été utilisé pour répondre aux questions 1.1 et 1.2. Les variables *apparemment*, *sexe* et *âge* ont été contrôlés pour ces analyses. Toutefois, l'instabilité de la hiérarchie de dominance lors de la période d'observation et la présence de relations bidirectionnelles n'a pas permis de contrôler l'effet de la différence de rang. Un tableau montrant les fréquences d'intervention selon la relation de dominance entre les individus impliqués apparaît à la section 1.3. Aucune analyse statistique n'a été menée pour cette section.

Le lien entre l'intensité du conflit initial et l'intensité de l'intervention a été calculé à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman (questions 2.1 et 2.2).

Tous les tests statistiques utilisés sont bilatéraux et le seuil d'acceptation (α) a été fixé à 0.05. Ainsi, seuls les résultats se situant sous ce seuil sont considérés comme étant statistiquement significatifs. Toutefois, pour ne pas écarter de résultats possiblement pertinents et intéressants, mais qui ne le sont pas statistiquement à cause de la petite taille des échantillons, il a été choisi de souligner les résultats allant au-delà du seuil alpha. Ainsi, les résultats se situant entre 0.05 et 0.10 seront présentés sous forme de tendances, alors qu'un résultat situant entre 0.10 et 0.15 sera souligné seulement s'il fait parti d'un ensemble de résultats indiquant la même tendance.

RÉSULTATS

1. Relation entre l'intensité du conflit initial et la propension à intervenir

Il se peut que l'intensité du conflit initial affecte la propension d'un individu à intervenir dans un conflit. Dans ce cas il se pourrait que ce soit l'intensité des comportements de l'agresseur qui porte l'intervenant à s'immiscer dans le conflit, ou encore que ce soit l'intensité des comportements de soumission de la victime qui porte un individu à intervenir. Il se peut aussi que ces deux variables jouent simultanément. Par ailleurs, il n'est pas facile de séparer la part de chacune étant donné que l'intensité de l'agression et celle de la soumission sont corrélées positivement (valeur de la pente = 0.214; Figure 3). Cependant le coefficient de corrélation ($N = 2748$, $r = 0.398$, $P = 0.000$) indique que l'intensité de l'agression n'est pas le seul facteur qui affecte l'intensité de la soumission. En fait, comme le coefficient de détermination (appelé aussi coefficient de corrélation multiple), soit le carré du coefficient de corrélation, mesure la proportion de la variation de y expliquée par la variation de x , on peut dire que, dans le cas présent, 16 % de la variation de l'intensité de la soumission s'explique par la variation de l'intensité de l'agression. Ainsi, il est pertinent de tester l'effet respectif de ces

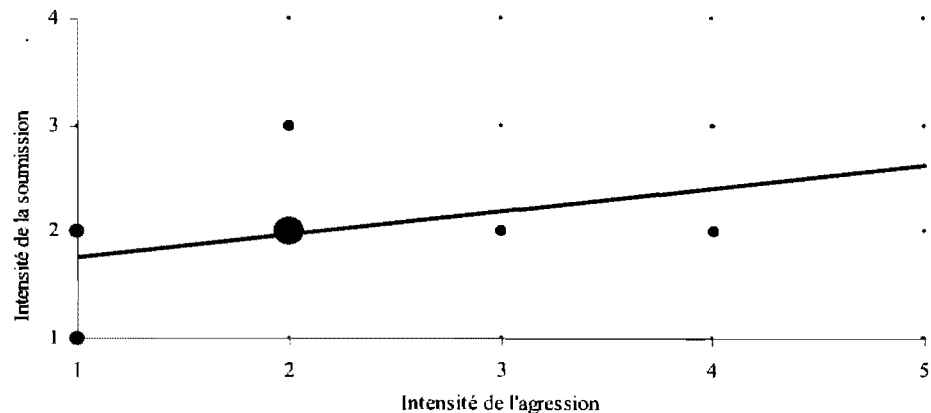


Figure 3. Droite de régression entre l'intensité de l'agression et l'intensité de la soumission. Contrairement aux diagrammes de dispersion conventionnels (qui reposent sur des variables quantitatives), celui-ci expose la relation entre deux variables ordinales. Ainsi, pour rendre compte de tous les points présents dans le graphique, la taille des marqueurs est proportionnelle au nombre d'interactions observées. Échelle de la taille des points : •, [1, 170]; •, [171, 340]; ●, [341, 510];

●, [511, 680]; ●, [681, 850]; ●, [851 et +.

deux variables en les analysant séparément.

La première section porte donc sur l'effet de l'intensité de l'agression sur la propension à intervenir, dans un premier temps lorsqu'un intervenant témoin du conflit appuie la victime (Figure 4a) et, dans un deuxième temps, lorsque cet intervenant appuie l'agresseur (Figure 4b).

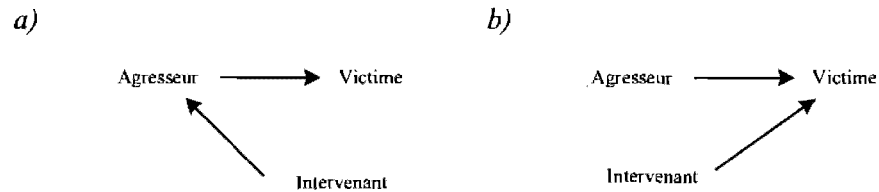


Figure 4. Diagrammes montrant un intervenant s'immisçant dans un conflit préexistant (initial) en appuyant soit la victime (a), soit l'agresseur (b). Une flèche (→) représente une agression.

Comme cette propension diffère selon le rang de dominance des individus impliqués, il est important de noter que 98 % des interventions entre non apparentés respectaient le sens de la hiérarchie de dominance. Ainsi, un tiers parti s'immisçait presque toujours dans un conflit en agressant un individu lui étant subordonné. Seul A101 (la femelle qui bénéficiait de l'appui du mâle alpha) est intervenue contre un individu lui étant dominant, soit trois fois.

Le test de rangs non paramétrique de Wilcoxon pour échantillons appariés a été utilisé pour répondre aux questions 1.1 et 1.2 (voir plus loin), soit de connaître respectivement l'influence de l'intensité du comportement d'agression et celle du comportement de soumission sur la propension à intervenir. Pour ce faire, les taux d'intervention de faible (T_{fa}) et de forte intensité (T_{fo}) ont été calculés pour chaque sujet. Ainsi, le taux d'intervention de faible intensité pour un sujet x a été calculé comme suit :

$$T_{fa} = \frac{\text{Nbr d'interventions effectuées lors d'un conflit de faible intensité}}{\text{Nbr total d'opportunités d'intervention dans un conflit de faible intensité}}$$

Il est important de mentionner que les opportunités d'interventions ont été compilées sans tenir compte de l'identité de l'individu appuyé.

Pour chacune des questions, l'analyse de ces taux a été effectuée lorsque l'intervenant appuyait la victime et ensuite lorsqu'il appuyait l'agresseur. Dans chaque cas, sauf si la taille de l'échantillon ne le permettait pas, la comparaison des taux d'intervention a été menée en prenant en compte d'abord l'apparement entre l'intervenant et l'individu appuyé (apparementés, $r \geq 0.25$, ou non) et, ensuite, le sexe de l'intervenant (mâle ou femelle) et son âge (vieilles ou jeunes). La relation de dominance entre l'intervenant et sa cible a également été contrôlée.

Les résultats sont accompagnés d'histogrammes dont les colonnes représentent les taux d'intervention moyens pour un échantillon N d'intervenants. Ainsi, par exemple, la colonne associée à un échantillon $N = 12$ correspond en fait à la moyenne des taux d'intervention pour 12 sujets (intervenants) différents, cela peu importe l'identité de l'individu qu'ils appuient. Le terme *dyade* qualifie donc l'ensemble constitué d'un intervenant x (dont l'identité est connue) et de l'individu appuyé (dont l'identité peut-être multiple). Ainsi, les taux d'interventions ont été calculés par intervenant et non par paire d'individus.

1.1 L'intensité de l'agression affecte-t-elle la propension à intervenir?

1.1.1 Lorsque l'intervenant appuie la victime (fig. 4a)

Lorsqu'un intervenant appuyait une victime, les deux individus pouvaient être soit apparementés entre eux (12 dyades différentes), soit non apparementés (16 dyades différentes). Qu'il ait été apparementé ou non à la victime, l'intervenant n'appuyait pas une victime plus souvent lorsque l'agression était de forte intensité que lorsqu'elle était de faible intensité (test de Wilcoxon, intervenant et victime apparementés: $Z = -0.863$, $N = 12$, $P = 0.388$; intervenant et victime non apparementés: $Z = -0.543$, $N = 16$, $P = 0.587$; Figure 5). L'intensité de l'agression subie par une victime ne semble donc pas être un facteur déterminant dans la tendance à intervenir en sa faveur, que l'intervenant et la victime soient apparementés ou non.

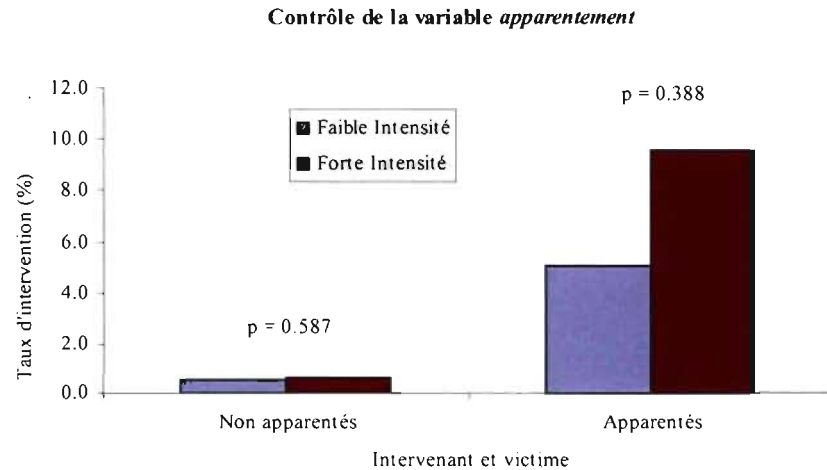


Figure 5. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'*agression* selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui-ci appuie la *victime*.

En prenant en compte le sexe des 12 intervenants qui appuyaient une victime apparentée (trois mâles et neuf femelles), on observe une différence non significative des mâles à appuyer la victime lorsque l'intensité de l'*agression* est de forte intensité ($Z = -1.604$, $N = 3$, $P = 0.109$; Figure 6), alors que ce n'est pas le cas lorsque l'intervenant est une femelle ($Z = -0.178$, $N = 9$, $P = 0.859$).

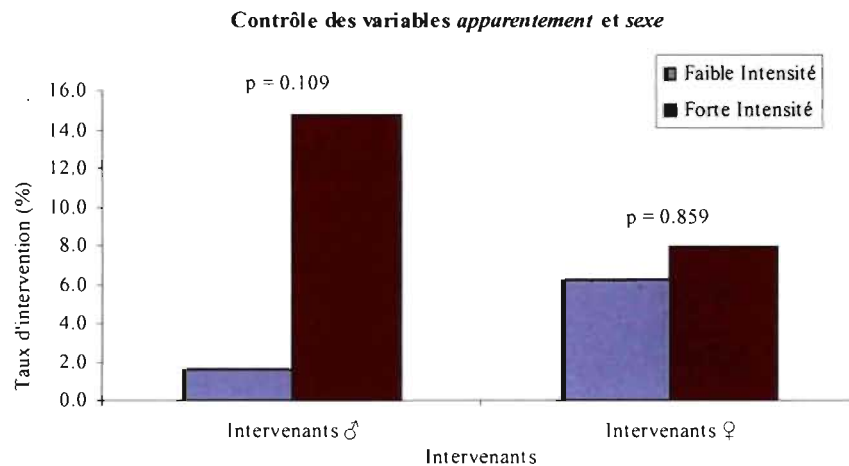


Figure 6. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'*agression* pour des intervenants appuyant une *victime* apparentée, selon que ces intervenants soient mâles ou femelles.

Les dyades intervenant-victime constituées d'individus non apparentés ont pour leur part été divisées en trois catégories d'intervenants: mâles, jeunes

femelles (âge moyen: 5.1 ans) et vieilles femelles (âge moyen: 13 ans). Le résultat du test de Wilcoxon indique que les vieilles femelles ont plus souvent appuyé la victime lorsque l'agression subie par cette dernière était de faible intensité ($Z = -2.207$, $N = 6$, $P = 0.027$; Figure 7). En ce qui concerne les jeunes femelles et les mâles, les analyses ont au contraire montré que ces deux groupes ont appuyé plus souvent la victime lorsque l'agression était de forte intensité. Les résultats ne sont cependant pas statistiquement significatifs (mâles: $Z = -1.461$, $N = 4$, $P = 0.144$; jeunes femelles: $Z = -1.153$, $N = 6$, $P = 0.249$).

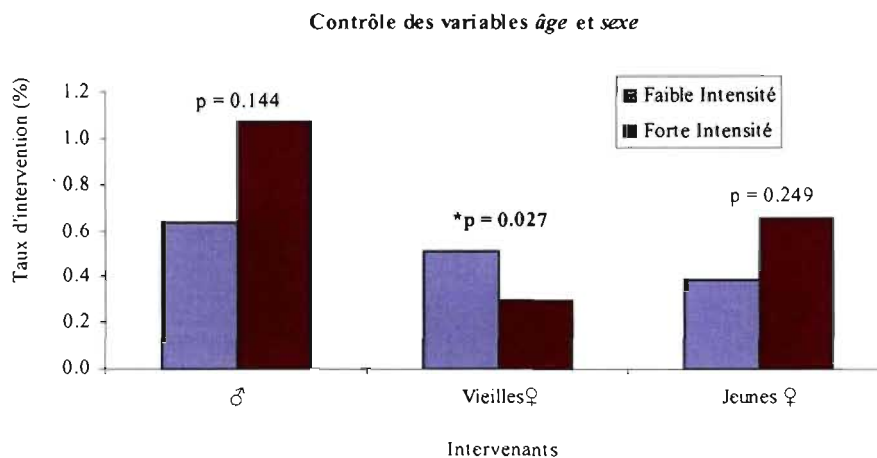


Figure 7. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'agression selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient la victime.

1.1.2 Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur (fig. 4b)

Lorsqu'un intervenant appuyait l'agresseur, les deux individus pouvaient être apparentés entre eux (15 dyades différentes) ou non apparentés (22 dyades différentes). Dans les deux cas, les résultats de l'analyse de Wilcoxon indiquent que l'intensité de l'agression n'a pas semblé moduler la propension à intervenir en faveur de l'agresseur, que l'intervenant lui soit ou non apparenté (intervenant et agresseur apparentés: $Z = -0.483$, $N = 15$, $P = 0.629$; intervenant et agresseur non apparentés: $Z = -1.494$, $N = 22$, $P = 0.135$; Figure 8). Des 15 dyades intervenant-agresseur constituées d'individus apparentés, toutes sont constituées d'intervenants femelles. C'est la raison pour laquelle cet échantillon n'a pas été divisé selon le sexe des intervenants (tel que cela a été fait à la figure 6).

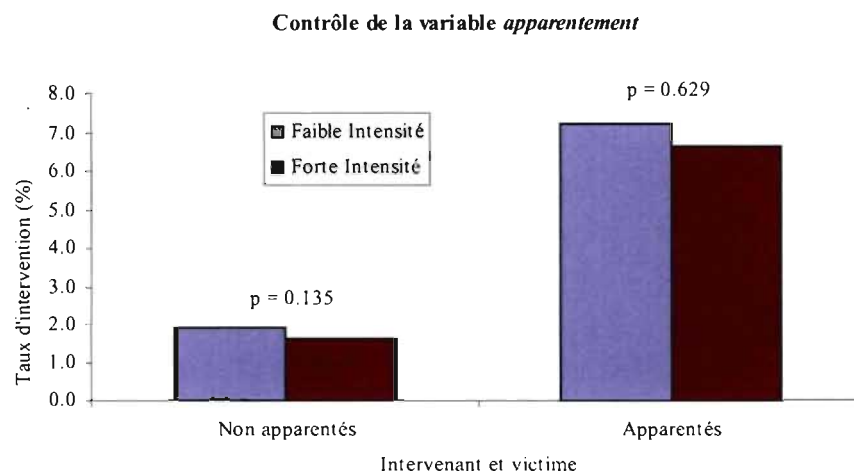


Figure 8. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'*agression* selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui-ci appuie l'*agresseur*.

Cependant lorsque les dyades intervenant-agresseur non apparentés sont divisées en trois catégories d'intervenants (mâles, vieilles femmes et jeunes femmes), il appert que les jeunes femmes ont appuyé l'agresseur plus souvent lorsque l'agression était de faible intensité ($Z = -2.192$, $N = 9$, $P = 0.028$; Figure 9). Une différence semblable est observée chez les vieilles femmes mais les résultats ne sont pas significatifs ($Z = -1.400$, $N = 8$, $P = 0.161$), alors que pour les mâles on observe une différence (non significative) inverse ($Z = -1.214$, $N = 5$, $P = 0.225$), soit un nombre supérieur d'interventions en faveur de l'agresseur lorsque l'intensité de l'agression était forte.

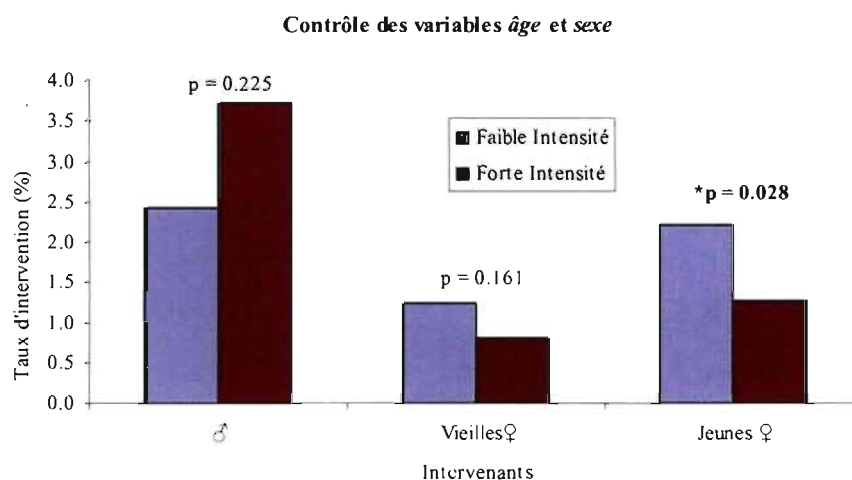


Figure 9. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité d'*agression* selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient l'*agresseur*.

Il ressort de la première section que l'intensité des comportements d'agression a une incidence sur la propension à intervenir pour certaines catégories d'individus, particulièrement les jeunes et les vieilles femmes. La même structure d'analyse a été utilisée pour connaître l'effet de l'intensité des comportements de soumission d'une victime sur la propension des individus témoins du conflit à intervenir.

1.2 L'intensité de la *soumission* affecte-t-elle la propension à intervenir?

1.2.1 Lorsque l'intervenant appuie la victime (fig. 4a)

Lorsqu'un intervenant appuyait une victime, les deux individus pouvaient être apparentés entre eux (11 dyades différentes) ou non apparentés (16 dyades différentes). Dans le premier cas, l'intervenant appuyait une victime plus souvent lorsque la soumission de l'individu apparenté était de forte intensité que lorsqu'elle était de faible intensité (test de Wilcoxon, intervenant et victime apparentés: $Z = -2.490$, $N = 11$, $P = 0.013$; Figure 10). Cela reste vrai lorsque les intervenants sont des femmes ($Z = -2.366$, $N = 8$, $P = 0.018$), mais devient une tendance lorsque les intervenants sont des mâles ($Z = -1.604$, $N = 3$, $P = 0.109$). Lorsque l'intervenant et la victime n'étaient pas apparentés, une tendance inverse, mais non significative, était observée : l'intervenant appuyait la victime plus

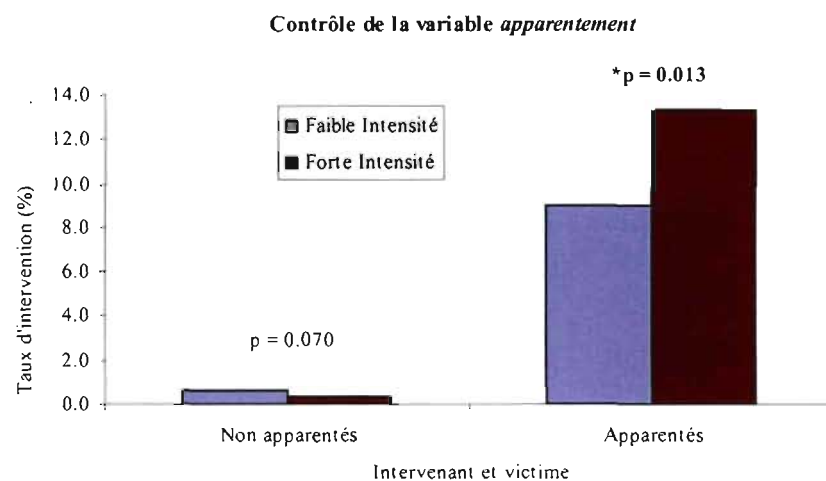


Figure 10. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui-ci appuie la *victime*.

souvent lorsque l'intensité de la soumission de cette dernière était faible ($Z = -0.810$, $N = 16$, $P = 0.070$). Ainsi, bien que les effets divergent selon que l'intervenant et la victime sont apparentés ou non, l'intensité de la soumission effectuée par la victime semble être un facteur déterminant dans la tendance qu'ont les individus à intervenir en sa faveur.

Par ailleurs, lorsque les dyades intervenant-victime constituées d'individus non apparentés sont divisées en trois catégories (mâles, vieilles femmes et jeunes femmes), on observe que les jeunes femmes ont davantage appuyé la victime lorsque l'intensité de la soumission était faible que lorsqu'elle était forte ($Z = -2.197$, $N = 7$, $P = 0.028$, Figure 11). De même, les vieilles femmes ont davantage appuyé la victime lorsque l'intensité de la soumission était faible, un résultat qui est cependant non statistiquement significatif ($Z = -1.214$, $N = 5$, $P = 0.225$). Toutefois, en ce qui a trait aux mâles, l'intensité de la soumission ne semble pas affecter leur propension à intervenir ($Z = -0.365$, $N = 4$, $P = 0.715$).

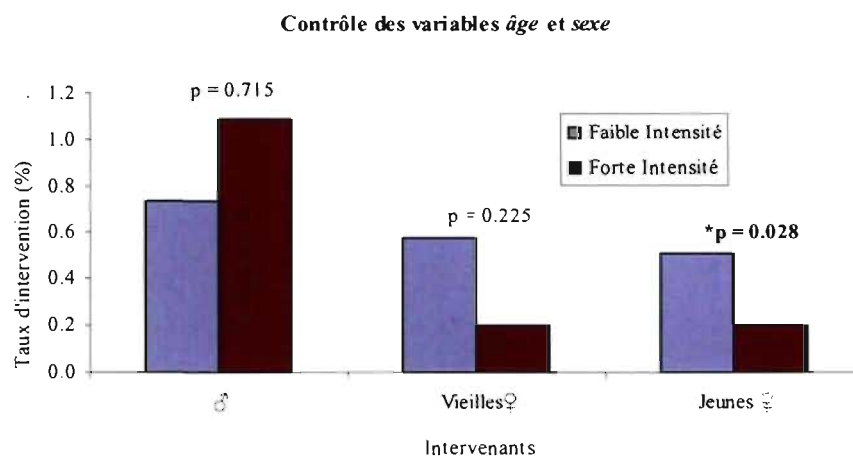


Figure 11. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient la *victime*.

1.2.2 Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur (fig. 4b)

Dans les cas où l'intervenant appuyait l'agresseur, les deux individus pouvaient être soit apparentés entre eux (16 dyades différentes), soit non apparentés (21 dyades différentes). Dans le premier cas, l'intensité du

comportement de soumission n'affecte pas l'intervenant à appuyer un agresseur apparenté ($Z=-0.491$, $N=16$, $P=0.623$; Figure 12). Toutefois, l'intensité de la soumission de la victime semble affecter la propension à intervenir lorsque l'intervenant et l'agresseur ne sont pas apparentés ($Z=-1.929$, $N=21$, $P=0.054$). Des 16 dyades intervenant-agresseur constituées d'individus apparentés, la totalité est composée d'intervenants femelles. C'est la raison pour laquelle cet échantillon n'a pas été divisé en fonction du sexe des intervenants.

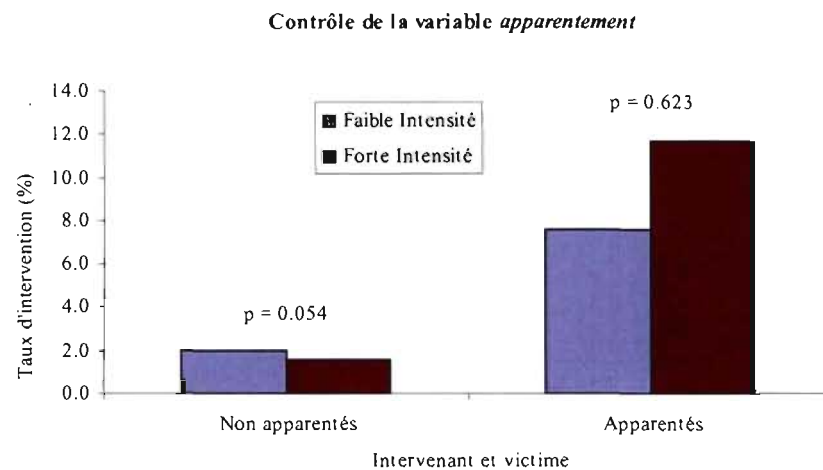


Figure 12. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon que l'intervenant est apparenté à la victime ou non, cela peu importe le sexe de l'intervenant lorsque celui appuie l'*agresseur*.

Les dyades intervenant-victime constituées d'individus non apparentés ont, telles que les sections précédentes, été divisées en trois catégories d'intervenants: mâles, jeunes femelles et vieilles femelles. La tendance observée est à l'effet que les jeunes femelles ont appuyé l'agresseur plus souvent lorsque la soumission subie par la victime était de faible intensité ($Z=-1.955$, $N=9$, $P=0.051$; Figure 13). Une différence non significative qui est également constatée pour les vieilles femelles ($Z=-1.183$, $N=7$, $P=0.237$). Cependant, l'intensité de la soumission ne semble pas affecter la propension des mâles à appuyer davantage ou non l'agresseur ($Z=-0.135$, $N=5$, $P=0.893$).

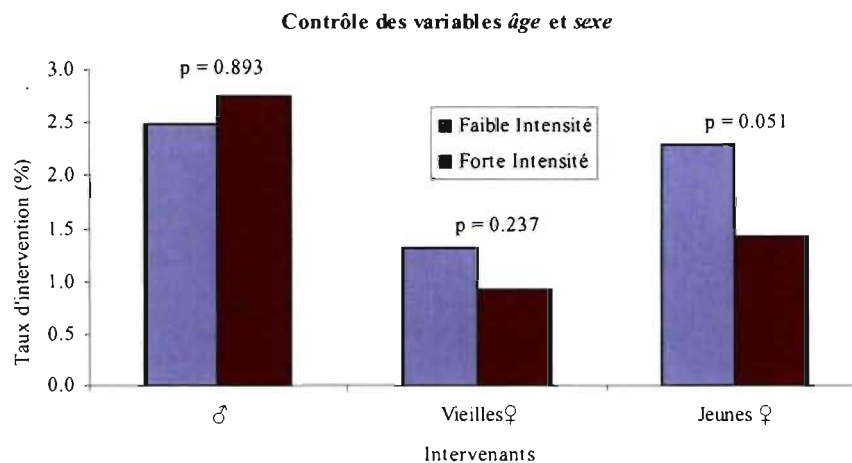


Figure 13. Comparaison des taux d'intervention moyens pour les conflits de faible ou forte intensité de *soumission* selon le sexe et l'âge des intervenants lorsque ceux-ci appuient l'agresseur.

Résumé

Le tableau 5 présente l'ensemble des résultats obtenus jusqu'à présent. Bien que plusieurs de ces résultats ne soient pas statistiquement significatifs, le regroupement de toutes les catégories d'individus a fourni une vue d'ensemble et ainsi révéler des tendances intéressantes.

Lorsqu'on considère les dyades intervenant-victime constituées d'individus apparentés, il appert que les femelles ont appuyé davantage la victime apparentée lorsque le comportement de soumission était de forte intensité que lorsqu'il était de faible intensité. Cela est également le cas chez les mâles, mais de manière beaucoup moins prononcée.

Dans les cas où les individus impliqués n'étaient pas apparentés, il semble que les femelles sont toujours intervenues davantage lorsque l'intensité du conflit initial était de faible intensité, mais que l'individu appuyé variait selon la catégorie d'intervenantes considérée. Par exemple, les vieilles femelles ont appuyé plus souvent une victime non apparentée lorsque l'agression subie par cette dernière était de faible intensité. Les jeunes femelles, quant à elles, ont appuyé davantage l'agresseur lorsque l'intensité de l'agression de ce dernier était de faible intensité et ont appuyé la victime lorsque l'intensité de la soumission de cette dernière était de faible intensité.

Tableau 5 : Tableau récapitulatif des résultats concernant l'influence de l'intensité d'un conflit initial sur la propension à intervenir. *

	Intensité de l'agression		Intensité de la soumission	
	Victime appuyée	Agresseur appuyé	Victime appuyée	Agresseur appuyé
Apparentés	=	=	+ + +	=
♀	=	=	+ + +	=
♂	+		+	
Non apparentés	=	—	— —	— —
♀ vieilles	— — —	=	=	=
♀ jeunes	=	— — —	— — —	— —
♂	+	=	=	=

* La propension à intervenir peut être modulée par un comportement de forte intensité (+), de faible intensité (—) ou encore par ni l'un ni l'autre (=). Une absence de symbole signifie que la taille de l'échantillon ne permettait pas de procéder au test de Wilcoxon. Le nombre de symboles augmente avec la valeur statistique du résultat: « + + + » est un résultat significatif ($p \leq 0.05$); « + + » est une tendance ($0.05 < p \leq 0.10$); « + » est une différence qui n'est ni significative ni tendancielle ($0.10 < p \leq 0.15$). Voir la section *Analyse statistique*, p. 15.

1.3. Effet de la dominance sur les patrons d'intervention

Il était très rare qu'un agresseur attaque un individu qui lui était dominant (moins de 2 % du nombre total d'agressions observées). Lorsque cela était observé, c'est principalement la femelle bénéficiant de l'appui du mâle alpha qui menait ce type d'agression. De même, la très grande majorité des interventions entre individus non apparentés respectaient la hiérarchie de dominance, i.e. l'intervenant dominait toujours la cible. Ce n'était toutefois pas le cas lorsque la victime du conflit initial était un parent. La figure 14 montre la relation entre les fréquences d'intervention des femelles et le rôle joué par l'individu appuyé (agresseur ou victime), l'apparement entre celui-ci et l'intervenant, ainsi que la relation de dominance entre l'intervenant et la cible.

Lorsqu'un intervenant appuyait un individu qui lui était apparenté, cet individu pouvait jouer deux rôles dans le conflit initial, être la victime ou être l'agresseur. Dans le cas où cet individu était la victime, 20 % des interventions menées ont été dirigées contre un agresseur dominant par rapport à l'intervenant. Dans le cas où le parent appuyé était l'agresseur, aucune des interventions menées n'a été dirigée contre un individu dominant, malgré plus de 160 opportunités de le faire. Ces interventions étaient toujours dirigées vers un individu subordonné à

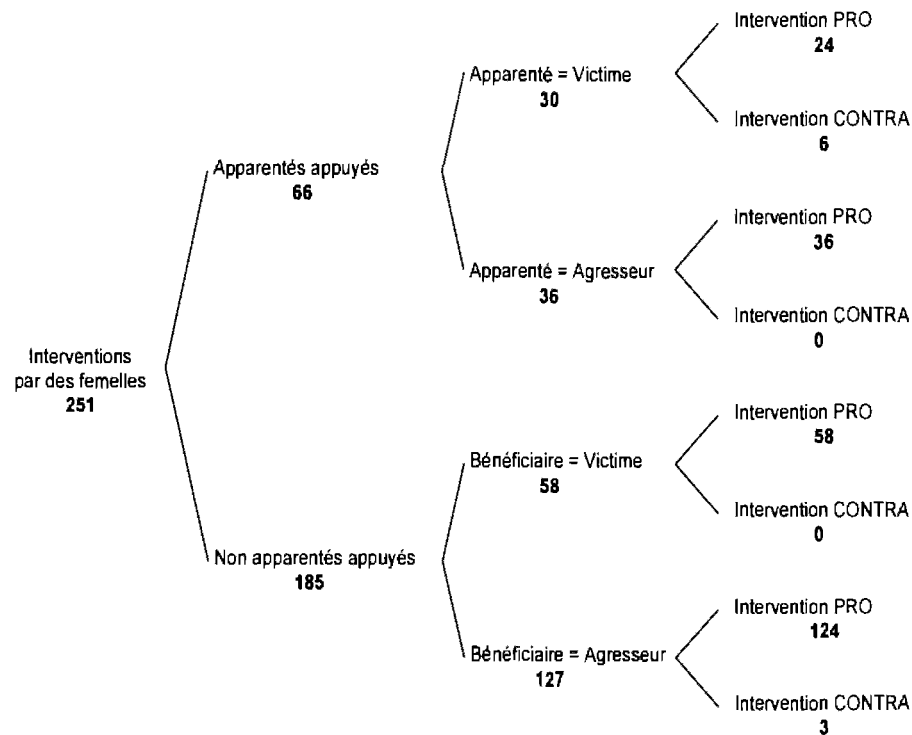


Figure 14. Diagramme montrant les fréquences d'intervention des femelles (PRO: l'intervenant agresse un individu qui lui est subordonné; CONTRA: l'intervenant agresse un individu qui lui est dominant).

l'intervenant. En somme, un tiers parti pouvait aller jusqu'à attaquer un dominant pour défendre une parente lorsque celle-ci était la victime, mais pas lorsque la parente était elle-même l'agresseur.

Lorsqu'un intervenant appuyait un individu qui ne lui était pas apparenté, ce dernier pouvait être soit la victime, soit l'agresseur. Lorsque cet individu était la victime, la totalité des interventions étaient dirigées contre un individu subordonné à l'intervenant, jamais contre un dominant et ce, malgré plusieurs centaines d'opportunités. Dans les cas où l'individu appuyé était l'agresseur, 98 % des interventions menées ont été dirigées contre un individu subordonné à l'intervenant. Ainsi, l'intervenant appuyait très rarement une victime non apparentée en confrontant un dominant, même si les opportunités étaient nombreuses. L'ensemble des interventions menées contre un individu dominant (2 %) ont été l'initiative d'une seule femelle (A101) qui bénéficiait de l'appui inconditionnel du mâle alpha. On peut donc conclure qu'un tiers parti n'intervenait pratiquement jamais contre un dominant lorsque le conflit impliquait deux individus qui ne lui étaient pas apparentés.

Il est intéressant de souligner que dans les six conflits pour lesquels un tiers parti est intervenu en confrontant un dominant en faveur d'une victime apparentée, la soumission de cette dernière était toujours de forte intensité. Cela est également le cas pour les trois conflits où un tiers parti est intervenu en confrontant un dominant pour appuyer un agresseur non apparenté.

2. Relation entre l'intensité du conflit initial et l'intensité de l'intervention

Les résultats précédents suggèrent que l'intensité d'un conflit initial affecte la propension de certains groupes d'individus à intervenir en faveur de l'agresseur ou de la victime. Cette deuxième section du chapitre examinera le lien entre l'intensité du conflit initial et l'intensité de l'intervention. Ce lien a été calculé à l'aide du coefficient de corrélation de Spearman.

La présence ou non d'une correspondance entre ces variables a été représentée graphiquement à l'aide de diagrammes de dispersion sur lesquels ont été tracées des droites de régression. Toutefois, à la différence des diagrammes de dispersions qui reposent habituellement sur des variables quantitatives, les diagrammes ci-dessous exposent plutôt la relation entre deux variables ordinales (l'intensité d'un comportement d'agression ou de soumission et l'intensité d'une intervention). Pour rendre compte adéquatement de l'ensemble des points présents dans ces graphiques, la taille des marqueurs a été ajustée proportionnellement au nombre d'interactions observées. Ainsi, un seul point dans un graphique peut correspondre à plusieurs dizaines d'interactions de même types. Par exemple, toutes les agressions de niveau 4 jumelées aux interventions de niveau 2 ont été représentées par un seul marqueur. Une particularité que les droites de régressions prennent en compte.

Comme pour une analyse usuelle d'une droite de régression, une pente positive correspond à une relation linéaire positive entre l'intensité du conflit initial (agression ou soumission) et l'intensité de l'intervention. Une pente négative signifie quant à elle une relation linéaire négative, alors qu'une pente nulle évoque une absence de corrélation entre les deux variables.

Le test de corrélation de Spearman a été utilisé pour répondre aux questions relatives à l'effet de l'intensité de l'agression et à l'effet de l'intensité de la soumission sur l'intensité de l'intervention, respectivement les questions 2.1 et 2.2. Les analyses ont porté sur les mêmes groupes cibles qu'aux questions précédentes (1.1. et 1.2.), mais en prenant seulement en compte l'apparement des individus. Bien que le classement modifié des comportements agonistiques (Tableau 2) ait servi pour les premières questions, cinq niveaux d'intensité pour les agressions et quatre pour les soumissions (Tableau 1, mais avec retrait de la *grimace de peur*) ont été retenus pour les corrélations.

2.1 L'intensité de l'agression affecte-t-elle l'intensité de l'intervention?

2.1.1 Lorsque l'intervenant appuie la victime (fig. 4a)

La comparaison de la pente de la droite de régression pour les conflits où l'intervenant appuyait une victime apparementée (20 interactions) et ceux où l'intervenant appuyait une victime non apparementée (103 interactions), suggère que l'apparement affecte la dynamique des conflits (figure 15). La pente de la droite est positive lorsque l'intervenant appuyait une victime apparementée (valeur

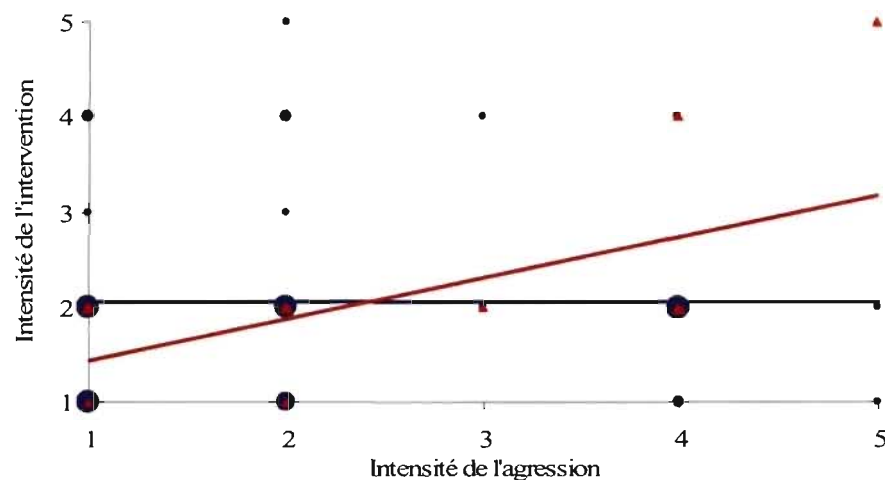


Figure 15. Droites de régression entre l'intensité de l'agression initiale et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie une victime apparementée (▲) et lorsque l'intervenant appuie une victime non apparementée (●). Échelle de la taille des points : ●, [1, 7]; ●, [8, 14]; ●, [15, 21]; ●, [21 et +. La même échelle s'applique pour les apparementés (▲).

de la pente = 0.434), alors que cette pente est nulle lorsqu'ils n'étaient pas apparentés (valeur de la pente = 0.000). Ainsi, plus l'agression initiale sur une victime apparentée est de forte intensité, plus l'attaque de l'intervenant sur cet agresseur sera également de forte intensité (test de corrélation de Spearman, intervenant et victime apparentés: $N = 20$, $r = 0.567$, $P = 0.009$; intervenant et victime non apparentés: $N = 103$, $r = 0.045$, $P = 0.650$).

2.1.2 Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur (fig. 4b)

Lorsqu'un intervenant appuyait un agresseur, les deux individus pouvaient être soit apparentés entre eux (37 interactions), soit non apparentés (328 interactions). Dans le premier cas, il appert que la pente de la droite de régression est nettement positive (valeur de la pente = 0.488, Figure 16), alors que la pente est nulle lorsque l'intervenant et l'agresseur ne sont apparentés (valeur de la pente = 0.00). Il semble donc qu'ici aussi l'apparentement affecte la manière d'intervenir, bien que cela ne soit pas statistiquement significatif (intervenant et agresseur apparentés: $N = 37$, $r = 0.258$, $P = 0.123$; intervenant et agresseur non apparentés: $N = 328$, $r = 0.052$, $P = 0.350$).

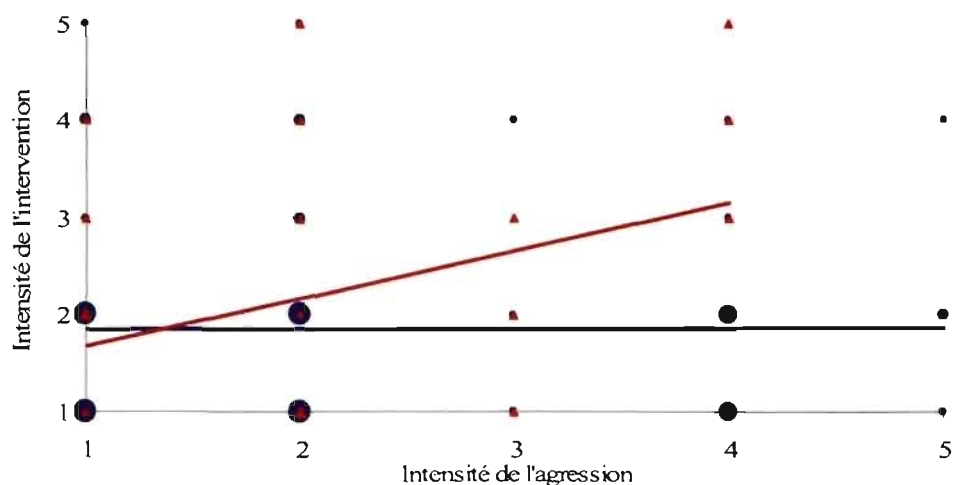


Figure 16. Droites de régression entre l'intensité de l'agression initiale et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie un agresseur apparenté (▲) et lorsque l'intervenant appuie un agresseur non apparenté (●). Voir la figure 15 pour l'échelle de la taille des points.

Il semble donc que peu importe l'individu appuyé par l'intervenant, la victime ou l'agresseur, l'intensité de l'agression initiale module l'intensité de l'intervention lorsque l'individu appuyé est un apparenté.

2.2 L'intensité de la *soumission* affecte-t-elle l'intensité de l'intervention?

2.2.1 Lorsque l'intervenant appuie la victime (fig. 4a)

La comparaison de la pente de la droite de régression entre les conflits où l'intervenant appuyait une victime apparentée (19 interactions) et ceux où l'intervenant appuyait une victime non apparentée (76 interactions), suggère que l'apparentement affecte la dynamique des conflits (figure 17). La pente de la droite est nettement positive lorsque l'intervenant appuyait une victime apparentée (valeur de la pente = 0.668), alors que cette pente est plutôt faible lorsqu'ils n'étaient pas apparentés (valeur de la pente = 0.170). Ainsi, lorsque l'intervenant et la victime sont apparentés, plus l'intensité du comportement de soumission de la victime est de forte intensité, plus l'attaque de l'intervenant sur l'agresseur sera également de forte intensité (intervenant et victime apparentés: $N = 19$, $r = 0.517$, $P = 0.024$; intervenant et victime non apparentés: $N = 76$, $r = 0.094$, $P = 0.419$).

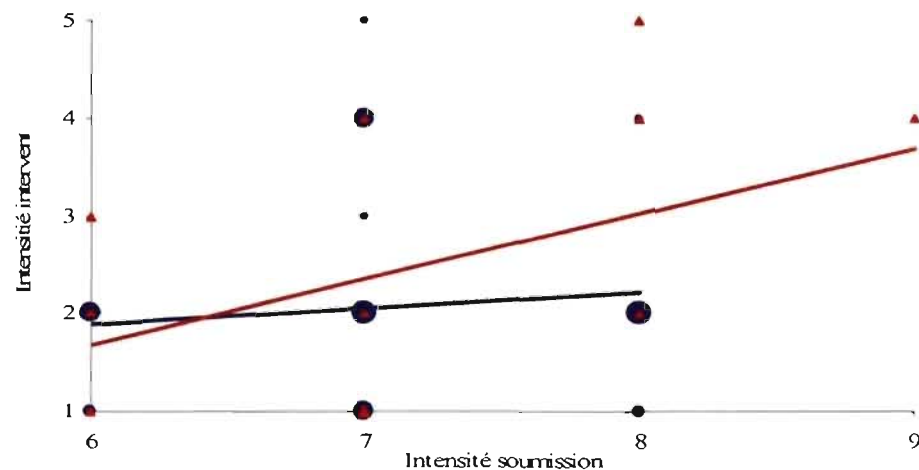


Figure 17. Droites de régression entre l'intensité de la soumission et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie une victime apparentée (▲) et lorsque l'intervenant appuie une victime non apparentée (●). Voir la figure 15 pour l'échelle de la taille des points.

2.2.2 Lorsque l'intervenant appuie l'agresseur (fig. 4b)

La relation entre l'intensité de la soumission et l'intensité de l'intervention lorsque l'intervenant appuyait un agresseur apparenté (32 interactions) versus un agresseur non apparenté (274 interactions) est conséquente avec les résultats précédents (figure 18). La comparaison des pentes des droites de régression montre que l'apparentement affecte encore une fois la dynamique des conflits (intervenant et agresseur apparentés, valeur de la pente = 1.026; intervenant et agresseur non apparentés, valeur de la pente = -0.026). Lorsque l'intervenant appuyait un agresseur lui étant apparenté, il appert que plus l'intensité du comportement de soumission de la victime est élevée, plus l'agression de l'intervenant sur cette même victime sera également de forte intensité ($N = 32$, $r = 0.508$, $P = 0.003$, que des intervenants femelles). Cela n'est pas le cas lorsque l'intervenant et l'agresseur n'étaient pas apparentés ($N = 274$, $r = 0.007$, $P = 0.908$)

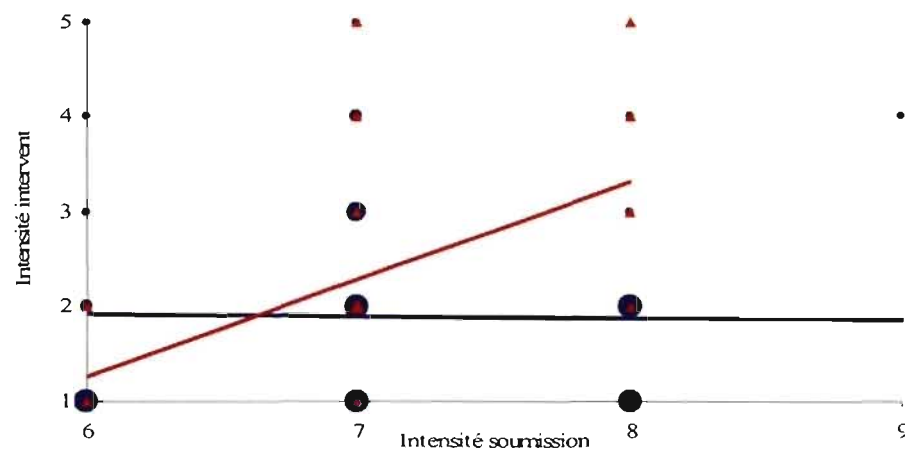


Figure 18. Droites de régression entre l'intensité de la soumission et l'intensité de l'intervention, lorsque l'intervenant appuie un agresseur apparenté (▲) et lorsque l'intervenant appuie un agresseur non apparenté (●). Voir la figure 15 pour l'échelle de la taille des points.

Résumé

Les résultats précédents vont tous dans le même sens. Lorsque l'intervenant et l'individu appuyé sont apparentés, l'intensité du conflit initial, que

celle-ci soit mesurée par l'intensité de l'agression ou par celle de la soumission, est corrélée positivement avec l'intensité de l'intervention. Cela n'est pas vrai lorsque l'intervenant et l'individu appuyé ne sont pas apparentés.

Comme cela a été fait dans la première section de ce chapitre, les conflits constitués d'individus non apparenté ont été divisés en fonction du sexe, de l'âge et du statut de dominance de l'intervenant (24 tests de corrélation de Spearman). Or, aucun de ces tests n'a révélé de corrélation statistiquement significative entre l'intensité du conflit initial (agression et soumission) et l'intensité de l'intervention.

DISCUSSION

On peut tenter de comprendre les interventions agressives de deux manières : en s'intéressant aux causes proximales ou aux causes fonctionnelles (ou ultimes). Pour comprendre un phénomène dans toute sa complexité les deux types d'explications sont nécessaires. L'approche de l'une est cependant diamétralement opposée à celle de l'autre. L'explication proximale se distingue de la deuxième à ce qu'elle explique un effet par ses causes immédiates et antérieures. À l'inverse, l'explication fonctionnelle rend compte d'un phénomène par ses conséquences futures, par sa fonction darwinienne. Si l'on prend l'exemple d'une mère qui défend sa fille, dire que l'attachement psycho-émotif qui s'est développé entre elles est à la base de la relation particulière qui les unit et explique le comportement d'intervention de la mère relève d'une considération proximale. Affirmer qu'en intervenant, la mère a pour objectif de défendre sa fille, relève plutôt d'une explication fonctionnelle. De plus, dire que la mère augmente son aptitude darwinienne globale via celui de sa fille (par l'augmentation des chances de survie d'un individu avec lequel elle partage la moitié de ses gènes, et qu'ainsi le comportement est en mesure d'être sélectionné et de se perpétuer dans le temps) relève également d'une considération fonctionnelle; il est avantageux au niveau évolutif de défendre un parent. La distinction entre causes proximales et fonctionnelles est importante car elle est au cœur des différentes hypothèses fournies à ce jour pour expliquer les interventions agressives dans les conflits (voir *Introduction*). Nous ne tenterons pas ici de tester la validité de ces hypothèses. Plutôt, nous tenterons de cerner la motivation d'un tiers parti à s'immiscer dans un conflit, en examinant la manière dont ces hypothèses s'organisent avec les résultats obtenus.

Effet de l'intensité d'un conflit initial sur les interventions entre parents

Nous avons observé que les femelles appuyaient davantage une victime apparentée ($r \geq 0.25$) lorsque l'intensité de la *soumission* de cette dernière est de

forte intensité, que lorsqu'elle est de faible intensité. L'absence d'effet entre l'intensité de l'agression et la propension à intervenir est également révélatrice. Ensemble, ces résultats suggèrent que c'est le comportement de la victime et non celui de l'agresseur qui affecte le comportement de l'intervenant, et que ce dernier réagit à la détresse de la victime. Selon Gouzoules et *al.* (1984), chez le macaque rhésus, les cris de détresse émis lors d'une soumission (comportement de forte intensité dans notre étude) reflètent le niveau de danger auquel la victime fait face et constituent par le fait même une sollicitation pour obtenir de l'aide. Il semble que les mères réagissent davantage à ces cris que tout autre catégorie de parents. Cette forme de népotisme serait une conséquence indirecte du lien unissant une mère et son enfant (Chapais 2001, 2006; Chapais & Bélisle, 2004; Bernstein 1988, 1991, 1999; Bernstein & *al.*, 1993; Fredrickson & Sackett, 1984; Sackett & Fredrickson, 1987)¹.

Le fait que les femelles appuient plus souvent une victime apparentée lorsque la soumission est de forte intensité relève davantage, selon nous, d'un geste altruiste que d'un comportement égoïste. Pour qu'un comportement soit qualifié d'*altruiste*, il doit bénéficier à un individu, au détriment de celui qui l'exécute, soit imposer un coût net à ce dernier. Dans le cas d'une femelle qui appuie une victime, les bénéfices pour celle-ci sont évidents (arrêt complet ou temporaire des agressions à son endroit). Toutefois, l'évaluation des coûts pour l'intervenant (énergie dépensée et risques de ripostes de la part de l'individu agressé) est plus complexe, car les risques encourus diffèrent selon la relation de dominance entre la cible et son agresseur. En fait, le risque de ripostes, et donc de blessures, est plus élevé lorsqu'un individu agresse un dominant que lorsqu'il agresse un subordonné (Kaplan, 1978). On constate d'ailleurs que les agressions initiales étaient toujours dirigées vers des individus subordonnés.

¹ Par l'association à long terme avec leur mère, deux sœurs auraient, par exemple, davantage d'opportunités pour interagir ensemble qu'avec des individus non apparentés. Cette simple proximité passive mènerait à une exposition différentielle, via l'attraction pour la mère, et ainsi augmenterait proportionnellement la familiarité entre les deux sœurs. De plus, une sœur cadette pourrait reconnaître la relation particulière que sa mère entretient avec sa sœur aînée (Chapais, 1995, 2008). Une fois cette familiarité installée, la motivation poussant une femelle à défendre sa sœur proviendrait de mécanismes psycho-émotifs simples, qui impliqueraient *de facto* une symétrie comportementale (de Waal & Brosnan, 2006).

Les fréquences d'interventions compilées lors de notre étude viennent appuyer l'hypothèse altruiste selon laquelle les femelles appuient une victime apparentée pour sa défense, et non pour des intérêts personnels. De l'ensemble des interventions où une femelle appuyait une victime apparentée, 20 % étaient dirigées contre un individu dominant par rapport à l'intervenant. Dans les cas où une femelle appuyait un agresseur apparenté, la totalité des interventions étaient menées contre un individu subordonné (figure 14). Cela, même si les femelles avaient l'opportunité d'intervenir en attaquant des victimes qui leur étaient dominantes. Ce résultat n'aurait pu être obtenu si la structure sociale du groupe à l'étude avait été « normale ». Les hiérarchies de dominance de type matrilineaire typique sont linéaires et les femelles apparentées occupent des rangs adjacents. Dans de telles hiérarchies, une femelle ne peut agresser une victime qui lui est subordonnée, mais qui est du même coup dominante à un parent de l'agresseur. Ainsi, lorsqu'un intervenant femelle s'immisce dans un conflit et appuie un agresseur apparenté, il est impossible qu'il ait l'opportunité d'attaquer une victime qui lui est dominante, cette victime lui sera toujours subordonnée. Or, ce n'est pas le cas dans le groupe de macaques crabiers étudié ici. Certaines relations de dominance y sont cycliques (A domine B qui domine C qui, à son tour, peut dominer A) et la majorité des femelles appartenant à un même matrilignage n'occupent pas des rangs adjacents (voir les hiérarchies de dominance des tableaux 3 et 4). Cette particularité a donc permis de cerner davantage la motivation de l'intervenant. Ce dernier prenait des risques seulement lorsque le parent était la victime, mais jamais lorsqu'il était l'agresseur. Le rôle que joue le parent dans le conflit semble donc influencer le patron d'intervention (Bernstein & Ehardt, 1985c; Kaplan et *al.*, 1987). Selon Chapais et *al.* (2001), cet altruisme unilatéral est principalement observé à travers la relation mère-enfant et dans une moindre mesure, chez d'autres catégories d'apparentées, notamment celles impliquant les grand-mères et les sœurs. D'autres études ont également montré que l'appui contre des adversaires dominants était fortement népotiste (Alexander & Bowers, 1969; Bernstein & Ehardt, 1985c; Chapais, 1983; Chapais et *al.*, 1991;

Silk, 1982; Datta, 1983; Lee, 1983; Kaplan, 1977, 1978; de Waal & Luttrell, 1985; Watanabe, 1979; Walters, 1980). Nos observations vont dans le même sens.

On remarque aussi que lorsqu'un tiers parti appuyait une victime apparentée en attaquant un agresseur qui était dominant (par rapport à l'intervenant), la soumission de la victime était toujours de forte intensité. Ce résultat vient appuyer l'interprétation voulant que la motivation première de l'intervenant soit de défendre la victime, plutôt que d'intervenir pour attaquer l'agresseur. L'attaque menée contre l'agresseur constitue davantage un moyen qu'un objectif en soi. L'intervenant comble un besoin manifesté par la victime, il ne vise pas des intérêts personnels.

Selon Deputte (2007), la motivation agressive a la particularité de pouvoir être véhiculée par une grande variété de signaux de communication qui permettent de moduler l'expression de cette motivation en fonction de la réponse du congénère. Les résultats obtenus quant à l'influence de l'intensité d'un conflit initial sur l'intensité d'une intervention appuient cette affirmation. Lorsque l'intervenant et l'individu appuyé sont apparentés, l'intensité du conflit initial, que celle-ci soit mesurée par l'intensité de l'agression ou par celle de la soumission, est corrélée positivement avec l'intensité de l'intervention. Cela n'est le cas lorsque l'intervenant et l'individu appuyé ne sont pas apparentés. Ainsi, lorsqu'un tiers parti intervient dans un conflit et appuie un parent, l'intensité de son intervention est modulée positivement par celle du conflit initial. Cela signifie que la motivation de l'intervenant est corrélée au degré de détresse de la victime apparentée et dans une moindre mesure à l'intensité de l'agression qu'elle subit.

Effet de l'intensité d'un conflit initial sur les interventions entre non parents

Ces résultats deviennent également très intéressants lorsqu'ils sont comparés aux conflits qui impliquent des non parents. Tel que mentionné précédemment, lorsque la victime est une parente, les femelles peuvent intervenir

contre des dominants. Toutefois, lorsque la victime n'est pas une parente, les femelles n'interviennent jamais contre des dominants, elles occupent toujours un rang de dominance supérieur à celui de leur l'agresseur. De plus, contrairement à ce qu'on avait anticipé, les femelles n'attaquent pas davantage une victime non apparentée qui se soumet fortement (voir *Introduction*). En fait, elle ne semble simplement pas tenir compte de la détresse de la victime.

Lorsque l'intervenant est une vieille femelle

On constate que les vieilles femelles appuient plus souvent une victime non apparentée lorsque l'agression que subie cette dernière est de faible intensité. Il est évident que la propension à intervenir n'augmente pas avec la détresse de la victime. Au contraire, elle semble être modulée davantage par le comportement de l'agresseur. Une vieille femelle appuie la victime si l'agression est de faible intensité, mais le fait moins souvent si elle est de forte intensité. Pourtant, la femelle qui intervient domine toujours sa cible (l'agresseur). Dans de tels cas, il semble que l'intervenante tient compte des risques différents que comportent les interventions lors de conflits de faible et de forte intensité.

Les relations de dominance observées chez les espèces dites *despotiques* (*M. mulatta* et *M. fuscata*) diffèrent en plusieurs points de celles que l'on retrouve chez les espèces dites *égalitaires* (*M. tonkeana* et *M. arctoides*): 1) les agressions sont plus sévères, 2) il existe une très grande asymétrie dans les relations de dominance (peu de contre-attaques), 3) les relations affiliatives (toilettage) sont moins fréquentes, 4) il y a un plus faible taux de réconciliation après les conflits, 5) les hiérarchies de dominance sont beaucoup plus stables et 6) la structure sociale reflète davantage la structure de parenté (de Waal & Luttrell, 1989; Thierry, 1990; Moore, 1992; Thierry et al., 1994). Or, les femelles des groupes de macaques crabiers sont réputées avoir des relations de dominance fortement asymétriques et des hiérarchies de dominance stables (de Jong et al., 1994; van Noordwijk & van Schaik, 1999), donc un système social de type despotique. En

fait, selon van Schaik (1989), plus les relations de dominance sont asymétriques, plus la hiérarchie de dominance est stable. Cela signifie que lors d'un conflit, les chances de succès pour les deux adversaires sont très inégales. Notre groupe semble toutefois montrer une particularité. Dans un peu plus de 16 % des dyades, le rapport de dominance est ambigu (voir la section *Rang de dominance* du chapitre *Méthodologie*) : les comportements d'agression et de soumission sont effectués par les deux individus. Cela signifie que, dans notre groupe de macaques crabiers, même si agresser un subordonné semble constituer un comportement à faibles coûts, les risques de ripostes suite à l'agression sont réels (plus importants que ceux observés habituellement pour cette espèce). Ainsi, un individu qui appuie une victime non apparentée en attaquant son agresseur a possiblement davantage de risques d'être blessé si l'intensité de l'agression initiale est forte que si elle est faible. En d'autres termes, les coûts de l'intervention varient avec l'intensité de l'agression, étant plus élevés lorsque le conflit implique des agressions sévères (*cf.* Kaplan, 1978). Cela pourrait expliquer pourquoi les vieilles femelles appuient plus souvent une victime non apparentée lorsque l'agression subie par cette dernière est de faible intensité.

Le fait que les vieilles femelles semblent évaluer les risques encourus lorsqu'elles interviennent permet-il de qualifier leur geste d'égoïste plutôt que d'altruiste ? Nous ne le pensons pas. Le fait qu'un individu appuie plus souvent une victime *apparentée* lorsque la soumission de cette dernière est de forte intensité est un bon indicateur de la motivation de l'intervenant (aider un individu en détresse). Cette déduction est encore plus évidente si le risque lié à cette intervention est élevé. D'ailleurs, on remarque que plus le ratio coûts/bénéfices est élevé pour l'intervenant, plus il est facile de qualifier le comportement d'altruiste. La déduction inverse n'est pas nécessairement vraie. Le fait que l'intensité de la soumission (particulièrement lorsqu'elle est forte) n'influence pas un individu à appuyer plus souvent une victime non apparentée, n'indique pas automatiquement que cet individu agit par égoïsme. En fait, nous croyons qu'il est difficile de cerner précisément la motivation de l'intervenant dans de tels cas.

Considérons d'abord la possibilité que l'intervenant agisse par pur égoïsme, sans tenir compte de l'identité et de la détresse de la victime. Par exemple, il pourrait attaquer l'agresseur simplement pour renforcer son rang de dominance. Selon Walters & Seyfarth (1987), chez les femelles macaques et vervets, 10 % des conflits concernent l'accès à la nourriture, 20 % l'accès à des « partenaires de qualité » et 70 % des conflits semblent concerner l'établissement et le maintien des relations de dominance entre les individus. Selon cette hypothèse on s'attendrait à ce que les vieilles femelles attaquent aussi bien les agresseurs que les victimes lorsque l'intensité du conflit initial est faible. En effet, si elles interviennent pour renforcer leur rang de dominance, elles devraient être en mesure de le faire autant contre la victime que contre l'agresseur (qui occupent de toute manière tous les deux un rang inférieur). Même que les risques de ripostes de la part de la victime seraient encore plus réduits. La probabilité qu'une victime se soumette suite à l'agression de deux individus est supérieure qu'à l'agression d'un seul (Chapais et *al.*, 1994; Prud'Homme & Chapais, 1996). Cela n'est pas observé dans notre étude.

La deuxième possibilité est qu'une vieille femelle ait pour réel objectif de défendre la victime, sans toutefois vouloir encourir d'importants risques. Mason (1993), fait la distinction entre un conflit *interindividuel* (entre deux individus) et *intraindividuel* (chez un seul individu). La notion de conflit intraindividuel concerne l'état interne hypothétique d'un individu lorsque ce dernier fait face à deux possibilités d'agir, deux motivations contraires, de forces équivalentes vis-à-vis une situation donnée. Cela pourrait être le cas ici. L'intervenant (ici les vieilles femelles) peut soit avoir la motivation de défendre la victime non apparentée, mais aussi d'éviter de se mêler du conflit pour ne pas encourir de risques. Il résulte un compromis décisionnel, l'intervenant s'assure d'intervenir, mais seulement lorsque l'intensité du conflit initial est faible. D'autres études ont également démontré que les femelles macaques étaient davantage impliquées dans la défense des victimes non apparentées que les mâles, et que les femelles adultes le faisaient plus souvent que les jeunes femelles (Bernstein & Ehhardt, 1985c; Kaplan, 1977; de Waal 1977). On sait que la familiarité est à la base des relations

préférentielles entre individus apparentés. Toutefois, cette familiarité peut également se développer entre non parents, tel que c'est le cas entre des partenaires de jeux, des individus du même âge ou encore entre des partenaires sexuels par exemple (Chapais, 1995). Selon Bernstein & Ehardt (1985b), l'appui pour une victime a d'abord comme objectif de défendre cette victime contre l'agression initiale, alors qu'appuyer un agresseur sert plutôt à renforcer une alliance avec ce dernier ou encore réaffirmer son rang de dominance vis-à-vis la victime. De plus, rien n'empêche que tout en défendant la victime, l'intervenant consolide du même coup son rang de dominance vis-à-vis l'agresseur. En fait, même si là n'est pas l'objectif de l'intervenant, c'est malgré tout effectivement ce qui se passe. Ainsi, la stratégie voulant que les vieilles femelles défendent une victime non apparentée tout en minimisant les risques encourus semble plus plausible que l'hypothèse purement égoïste.

Lorsque l'intervenant est une jeune femelle

On constate que les jeunes femelles, quant à elles, appuient plus souvent un agresseur non apparenté qui attaque une victime à faible intensité plutôt que sévèrement. Il est important de noter que cela ne signifie pas que les jeunes femelles appuient plus souvent les agresseurs que les victimes ou que les vieilles femelles davantage les victimes que les agresseurs. Il serait également faux de dire qu'à la lumière de ces résultats les jeunes femelles appuient plus les agresseurs que ne le font les vieilles femelles, ou encore que ces dernières appuient davantage les victimes que ne le font leurs cadettes. Cela signifie plutôt que lorsqu'une jeune femelle était témoin d'une agression de faible intensité sur une victime qui ne lui était pas apparentée, elle intervenait davantage en appuyant l'agresseur, que si ce dernier avait mené une agression de forte intensité. De la même façon, lorsqu'une vieille femelle était témoin d'une agression de faible intensité, elle intervenait davantage en appuyant la victime, que si l'agression sur cette dernière avait été sévère.

Qu'importe ici la raison pour laquelle une jeune femelle appuie l'agresseur et attaque la victime, le geste ne semble pas altruiste. D'abord, il serait étonnant que la victime retire des bénéfices d'une deuxième agression. Étant donné que l'agresseur dominait la victime dans 98 % des cas, il y a peu de chances également que ce soit l'agresseur qui bénéficie de l'intervention. L'appui pour l'agresseur pourrait peut-être diminuer les risques de contre-attaques de la victime, mais cela est peu probable (deux agresseurs plutôt qu'un). Il semble plus plausible que la jeune femelle intervienne pour l'obtention de bénéfices personnels. Elle pourrait renforcer son rang de dominance vis-à-vis la victime ou alors, établir ou maintenir une relation de coopération avec l'agresseur. Toutefois, Ehardt et Bernstein (1992), mentionnent que si un intervenant s'immisce dans un conflit pour appuyer l'agresseur, cela ne signifie pas qu'il faille automatiquement rejeter l'hypothèse altruiste. Selon eux, un intervenant qui occupe un rang supérieur aux deux adversaires, peut se « substituer » au rôle d'agresseur principal. Si l'attaque de l'intervenant est moins sévère que celle de l'agresseur initial, alors la victime bénéficie de l'intervention. En agissant ainsi, l'intervenant se trouve en quelques sortes à « secourir » la victime en occupant physiquement l'espace et en menant des agressions moins coûteuses. Seulement, cette hypothèse exige des primates non humains d'importantes capacités cognitives qui n'ont nullement été démontrées à ce jour. De plus, si tel était réellement le cas, on pourrait s'attendre à ce que les jeunes femelles attaquent la victime plus souvent si l'agression qu'elle subit est de forte intensité. De même, on s'attendrait à ce que l'intensité de la soumission influence le patron d'intervention. Or, ce n'est pas le cas. Alors que les jeunes femelles attaquent plus souvent la victime si l'intensité de l'agression initiale est faible, elles tendent à le faire également plus souvent lorsque l'intensité de la soumission est faible. Contrairement à leurs aînées, les jeunes femelles semblent plutôt agir par égoïsme que par altruisme.

L'effet de l'intensité d'un conflit initial sur la propension à intervenir des mâles

Étant donné la taille restreinte de l'échantillon, aucun résultat ne ressort quant à l'influence possible de l'intensité d'un conflit initial sur la propension à intervenir des mâles. On constate toutefois que les mâles semblent intervenir plus souvent dans les conflits impliquant des agressions et des soumissions de forte intensité. Une hypothèse veut que les mâles dominants jouent un rôle de stabilisateur, qu'ils interviennent pour réguler la tension dans le groupe, en diminuant l'intensité des conflits ou en y mettant fin (Watanabe, 1979). Cette hypothèse implique toutefois une sélection au niveau du groupe. Il est donc peu probable qu'elle rende compte de motivations individuelles. D'ailleurs, de Waal (1977) remet en question cette hypothèse. Selon lui, loin d'avoir un effet « pacificateur », l'intervention du mâle alpha dans un conflit initial serait plutôt interprétée par les autres membres du groupe comme une sorte d' « autorisation » ou d' « approbation » à participer au conflit, et même à le faire violemment. Les agresseurs qui se joignent au conflit après l'intervention du mâle alpha agressent la victime en lui infligeant des morsures plus souvent que lorsque le mâle alpha est absent. Nos données ne permettent pas d'appuyer une hypothèse plutôt qu'une autre.

On sait que chez un nombre considérable d'espèces de primates non humains, la structure sociale reflète la structure de parenté. Or, notre étude fournie des données qui révèlent que, chez ces espèces, le népotisme ne se manifeste pas uniquement via une différence dans la fréquence des relations préférentielles entre parents, mais également via l'intensité de leurs comportements. La motivation à intervenir dans un conflit pour défendre une victime apparentée augmente avec le degré de détresse de cette victime. Cette motivation s'observe à travers la propension à intervenir et l'intensité avec laquelle elle sera menée.

RÉFÉRENCES

- Alexander, B. K.; Bowers, J. M. (1969). Social organization of a troop of Japanese monkeys in a two-acre enclosure. *Folia Primatologica* 10: 230-242.
- Altmann, J. (1974). Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 223-265.
- Altmann, S. A. (1962). A field study of the sociobiology of rhesus monkeys, *Macaca mulatta*. *Annals of the New York Academy of Sciences* 102: 338-435.
- Anderson, J. R. (2005). Animal behaviour: pigtailed police. *Current Biology* 15(11): R427-R429.
- Angst, W. (1975). Basic data and concepts on the social organization of *Macaca fascicularis*. Dans: Rosenblum, L.A. (Éd.). *Primate Behavior: Developments in Field and Laboratory Research*. New York: Academic Press. pp. 325-388.
- Arnold, K.; Aureli, F. (2007). Postconflict reconciliation. Dans: Campbell, C. J.; Fuentes, A.; MacKinnon, K. C.; Panger, M.; Bearder, S. K. (Éds.). *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. pp. 592-608.
- Arnold, K.; Whiten, A. (2001). Post-conflict behaviour of wild chimpanzees of the Budongo Forest, Uganda. *Primate Eye* 75: 24.
- Aureli, F.; Schaffner, C. M. (2002). Relationship assessment through emotional mediation. *Behaviour* 139: 393-420.
- Aureli, F.; Smucny, D. (2000). The role of emotion in conflict and conflict resolution. Dans: Aureli, F.; de Waal, F. B. M. (Éds.). *Natural Conflict Resolution*. Berkeley: University of California Press. pp. 199-224.
- Berman, C. M. (1980). Early Agonistic Experience and Rank Acquisition Among Free-Ranging Infant Rhesus Monkeys. *International Journal of Primatology* 1: 153-170.
- Bernstein, I. S. (1964). The integration of rhesus monkeys introduced to a group. *Folia Primatologica* 2: 50-63.
- Bernstein, I. S. (1966). An investigation of the organization of pigtail monkey groups through the use of challenges. *Primates* 7: 471-480.
- Bernstein, I. S. (1988). Kinship and behavior in nonhuman primates. *Behavior Genetics* 18(4): 511-524.
- Bernstein, I. S. (1991). The correlation between kinship and behaviour in non-human primates. Dans: Hepper, P. G. (Éd.). *Kin Recognition*. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 6-29.

- Bernstein, I. S. (1999). Kinship and the behavior of nonhuman primates. Dans: Dolhinow, P.; Fuentes, A. (Éds.). *The nonhuman primates*. Mountain View: Mayfield Publication. pp. 202-205.
- Bernstein, I. S. (2007). Social mechanisms in the control of primate aggression. Dans: Campbell, C. J.; Fuentes, A.; MacKinnon, K. C.; Panger, M.; Bearder, S. K. (Éds.). *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. pp. 562-571.
- Bernstein, I. S.; Ehardt, C. L. (1985a). Age-sex differences in the expression of agonistic behavior in rhesus monkey (*Macaca mulatta*) groups. *Journal of Comparative Psychology* 99(2): 115-132.
- Bernstein, I. S.; Ehardt, C. L. (1985b). Intragroup agonistic behavior in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *International Journal of Primatology* 6(3): 209-226.
- Bernstein, I. S.; Ehardt, C. L. (1985c). Agonistic aiding: Kinship, rank, age, and sex influences. *American Journal of Primatology* 8(1): 37-52.
- Bernstein, I. S.; Ehardt, C. L. (1986). Modification of aggression through socialization and the special case of adult and adolescent in male rhesus monkey (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology* 10: 213-227.
- Bernstein, I. S.; Judge, P. G.; Ruehlmann, T. E. (1993). Kinship, association, and social relationships in rhesus monkeys (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology* 31(1): 41-53.
- Bernstein, I. S.; Williams, L.; Ramsay, M. (1983). The expression of aggression in Old World monkeys. *International Journal of Primatology* 4(2): 113-125.
- Boehm, C. (1981). Parasitic selection and group selection: A study of conflict interference in rhesus and Japanese macaque monkeys. Dans: Chiarelli, A. B.; Corruccini, R. S. (Éds.). *Primate behaviour and sociobiology*. New York: Springer-Verlag. pp. 161-182.
- Brosnan, S. F.; de Waal, F. B. M. (2002). Variations on tit-for-tat: Proximate mechanisms of cooperation and reciprocity. *Human Nature* 13(1): 129-152.
- Call, J.; Aureli, F.; de Waal, F. B. M. (1999). Reconciliation patterns among stumptailed macaques: A multivariate approach. *Animal Behaviour* 58(1): 165-172.
- Camperio, C. A.; Machairas, I. (2003). Frequency of aggressive behavior and a case of mortal attack in wild *Macaca sylvanus* in the Middle Atlas region (Morocco). *Human Evolution* 18(3-4): 123-130.
- Chalyan, V. G.; Meishvili, N. V. (2007). Aggression and the composition of conflicting pairs in green monkeys. *Neuroscience and Behavioral Physiology* 37(9): 915-919.

Chapais, B. (1983). Dominance, relatedness and the structure of female relationships in rhesus monkeys. Dans: Hinde, R. A. (Éd.). *Primate social relationships: An integrated approach*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. pp. 208-219.

Chapais, B. (1987). Alliances and rank acquisition in female Japanese macaques: An experimental analysis. *American Journal of Primatology* 12(3): 335.

Chapais, B. (1988). Rank maintenance in female Japanese macaques: Experimental evidence for social dependency. *Behaviour* 104(1-2): 41-59.

Chapais, B. (1992). The role of alliances in social inheritance of rank among female primates. Dans: de Waal, F. B. M.; Harcourt, A. (Éds.). *Coalitions and alliances in humans and other primates*. Oxford: Oxford University Press. pp. 29-59.

Chapais, B. (1995). Alliances as a means of competition in primates: Evolutionary, developmental, and cognitive aspects. *Yearbook of Physical Anthropology* 38: 115-136.

Chapais, B. (2001). Primate nepotism: What is the explanatory value of kin selection? *International Journal of Primatology* 22(2): 203-229.

Chapais, B. (2006). Kinship, competence and cooperation in primates. Dans: Kappeler, P. M.; van Schaik, C. P. (Éds.). *Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolutions*. New York: Springer. pp. 47-64.

Chapais, B. (2008). *Primeval Kinship: How Pair-bonding Gave Birth to Human Society*. Harvard University Press. Sous-presse.

Chapais, B.; Belisle, P. (2004). Constraints on kin selection in primate groups. Dans: Chapais, B.; Berman, C. M. (Éds.). *Kinship and behaviour in primates*. Oxford: Oxford University Press. pp. 365-386.

Chapais, B.; Gauthier, C. (1993). Early agonistic experience and the onset of matrilineal rank acquisition in Japanese macaques. Dans: Pereira, M. E.; Fairbanks, L. A. *Juveniles Primates: Comparative Socio-ecology*. New-York: Oxford University Press. pp. 245-258.

Chapais, B.; Gauthier, C. (2004). Juveniles outrank higher-born females in groups of long-tailed macaques with minimal kinship. *International Journal of Primatology* 25(2): 429-447.

Chapais, B.; Gauthier, C.; Prud'homme, J. (1995). Dominance competition through affiliation and support in Japanese macaques: An experimental study. *International Journal of Primatology* 16(3): 521-536.

Chapais, B.; Gauthier, C.; Prud'Homme, J.; Vasey, P. (1997). Relatedness threshold for nepotism in Japanese macaques. *Animal Behaviour* 53(5): 1089-1101.

Chapais, B.; Primi, G.; Girard, M.; Gauthier, C. (1987). Non-kin alliances and the maintenance of matrilineal rank in Japanese macaques. *International Journal of Primatology* 8(5): 557.

Chapais, B.; Prud'homme, J.; Teijeiro, S. (1994). Dominance competition among siblings in Japanese macaques: Constraints on nepotism. *Animal Behaviour* 48(6): 1335-1347.

Chapais, B.; Savard, L.; Gauthier, C. (2001). Kin selection and the distribution of altruism in relation to degree of kinship in Japanese macaques (*Macaca fuscata*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49(6): 493-502.

Cheney, D. L. (1977). The acquisition of rank and the development of reciprocal alliances among free-ranging immature baboons. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 303-318.

Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M. (1982). Recognition of individuals within and between groups of free-ranging vervet monkeys. *American Zoologist* 22(3): 519-529.

Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M. (1990). How monkeys see the world. Inside the mind of another species. Chicago: University of Chicago Press. pp. 377.

Cleveland, A.; Westergaard, G. C.; Trenkle, M. K., Higley, J. D. (2004). Physiological predictors of reproductive outcome and mother-infant behaviors in captive rhesus macaque females (*Macaca mulatta*). *Neuropsychopharmacology* 29: 901-910.

Cooper, M. A.; Aureli, F.; Singh, M. (2007). Sex differences in reconciliation and post-conflict anxiety in bonnet macaques. *Ethology* 113(1): 26-38.

Cooper, M. A.; Bernstein, I. S. (2002). Counter aggression and reconciliation in Assamese macaques (*Macaca assamensis*). *American Journal of Primatology* 56(4): 215-230.

Datta, S. B. (1983). Patterns of agonistic interference. Dans: Hinde, R. A. (Éd.). Primate social relationships: An integrated approach. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. pp. 289-297.

Deputte, B. L. (2007). Aggressive behaviours in higher vertebrates, particularly in the domestic dogs (*Canis familiaris*). *Bulletin de l'Académie Vétérinaire de France* 160(5): 349-358.

Ehardt, C. L.; Bernstein, I. S. (1992). Conflict intervention behaviour by adult male macaques: Structural and functional aspects. Dans: Harcourt, A. H.; de

Waal, F. B. M. (Éds.). Coalition and alliances in humans and other animals. New York: Oxford University Press. pp. 83-111.

Ferreira, M. E.; Izar P.; Lee, P. C. (2006). Exchange, affiliation, and protective interventions in semifree-ranging brown capuchin monkeys (*Cebus apella*), *American Journal of Primatology*. 68: 765-776.

Flack, J. C.; de Waal, F. B. M. (2000). Patterns of conflict intervention and the control role in pigtail macaque society. *American Journal of Primatology*. 51(Suppl. 1): 57.

Flack, J. C.; de Waal, F. B. M. (2007). Context modulates signal meaning in primate communication. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States* 104(5): 1581-1586.

Flack, J. C.; de Waal, F. D. M.; Krakauer, D. C. (2005). Social structure, robustness, and policing cost in a cognitively sophisticated species. *American Naturalist* 165: E126-E139.

Fredrickson, W. T.; Sackett, G. P. (1984). Kin preferences in primates (*Macaca nemestrina*): Relatedness or familiarity? *Journal of Comparative Psychology* 98(1): 29-34.

Fuentes, A.; Malone, N.; Sanz, C.; Matheson, M.; Vaughan, L. (2002). Conflict and post-conflict behavior in a small group of chimpanzees. *Primates* 43(3): 223-235.

Gouzoules, H.; Gouzoules, S.; Marler, P. (1986). Vocal communication: A vehicle for the study of social relationships. Dans: Rawlins, R.G.; Kessler, M. J. (Éds.). The Cayo Santiago macaque: History, behaviour and biology. Albany: State University of New York Press. pp. 111-129.

Gouzoules, S.; Gouzoules, H.; Marler, P. (1984). Rhesus monkey (*Macaca mulatta*) screams: Representational signalling in the recruitment of agonistic aid. *Animal Behaviour* 32: 182-193.

Gouzoules, H.; Gouzoules, S. (1990). Matrilineal signatures in the recruitment screams of pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Behaviour* 115(3-4): 327-347.

Gouzoules, H.; Gouzoules, S. (2007). The conundrum of communication. Dans: Campbell, C. J.; Fuentes, A.; MacKinnon, K. C.; Panger, M.; Bearder, S. K. (Éds.). *Primates in Perspective*. New York: Oxford University Press. pp. 621-635.

Gray, J. A. (1987). The psychology of fear and stress. Cambridge: Cambridge University Press. pp. 432.

Green, S. (1975). Variation of vocal pattern with social situation in the Japanese monkey (*Macaca fuscata*): A field study. Dans: Rosenblum, L. A. (Éd.). *Primate*

behaviour: Development in field and laboratory research. New York: Academic Press. pp. 1-102.

Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. *Journal of Theoretical Biology* 7: 1-52.

Harcourt, A. H.; de Waal, F. B. M. (1992). Coalitions and alliances in humans and other primates. Oxford: Oxford University Press. pp. x. 529.

Hinde, R. A. (1976). Interactions, relationships and social structures. *Man* 11: 1-17.

Van Hooff, J. A. R. A. M. (1967). The facial displays of the catarrhine monkeys and apes. Dans: Morris, D. (Éd.). *Primate Ethology*. London: Weidenfeld and Nicolson. pp. 7-68.

Horrocks, J.; Hunte, W. (1983). Maternal rank and offspring rank in vervet monkeys: An appraisal of the mechanisms of rank acquisition. *Animal Behaviour* 31(3): 772-782.

de Jong, G.; de Ruiter, J. R.; Haring, R. (1994). Genetic structure of a population with social structure and migration. Dans: Loeschcke, V.; Tomiuk, J.; Jain, S. K. (Éds.). *Conservation genetics*. Basel (Switzerland): Birkhäuser Verlag. pp. 147-64.

Kaplan, J. R. (1977). Patterns of fight interference in free-ranging rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 47: 279-288.

Kaplan, J. R. (1978). Fight interference and altruism in rhesus monkeys. *American Journal of Physical Anthropology* 49: 241-250.

Kaplan, J. R.; Manuck, S. B. (1985). Patterns of fight interference in one-male harem groups of cynomolgus macaques. *American Journal of Primatology* 8(4): 346.

Kaplan, J. R.; Chikazawa, D. K.; Manuck, S. B. (1987). Aspects of fight interference in free-ranging and compound-dwelling rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *American Journal of Primatology* 12(3): 287-298.

Kappeler, P. M.; van Schaik, C. P. (2006). Cooperation in primates and humans: Mechanisms and evolutions. New York: Springer. pp. 349.

Leca, J. B.; Fornasieri, I.; Petit, O. (2002). Aggression and reconciliation in *Cebus capucinus*. *International Journal of Primatology* 23(5): 979-998.

Lee, P. C. (1983). Context-specific unpredictability in dominance interactions. Dans: Hinde, R. A. (Éd.). *Primate social relationships: An integrated approach*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates. pp. 35-44.

Machida, S. (1990). Threat calls in alliance formation by members of a captive group of Japanese monkeys. *Primates* 31(2): 205-211.

Machida, S.; Inoue, M.; Takenaka, O. (1991). Alliance formation in a captive group of Japanese monkeys: Matrilineal kinship, paternity and reproductive success. Dans: Ehara, A.; Kimura, T.; Takenaka, O.; Iwamoto, M. (Éds.). *Primate Today*. Amsterdam: Elsevier Sciences. Publication. pp. 141-144.

Malone, N. M.; Vaughan, L. L.; Fuentes, A. (2000). Conflict and post-conflict behavior in small group of chimpanzees (*Pan troglodytes*). *American Journal of Physical Anthropology* Suppl. 30: 218.

Mason, W. A. (1993). The nature of social conflict: A psycho-ethological perspective. Dans: Mason, W. A.; Mendoza, S. P. (Éds.). *Primate social conflict*. Albany: Suny Press. pp. 13-47.

Mason, W. A.; Mendoza, S. P. (1993). Primate social conflict: An overview of sources, forms, and consequences. Dans: Mason, W. A.; Mendoza, S. P. (Éds.). *Primate social conflict*. Albany: Suny Press. pp. 1-11.

Massey, A. (1977). Agonistic aids and kinship in a group of pigtail macaques. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 2: 31-40.

Moore, J. (1992). Dispersal, nepotism, and primate social behavior. *International Journal of Primatology* 13(4): 361-378.

Netto, W. J.; van Hooff, J. A. R. A. M. (1986). Conflict interference and the development of dominance relationships in immature *Macaca fascicularis*. Dans: Else, J.G.; Lee, P.C. (Éds.). *Primate ontogeny, cognition and social behavior*. Cambridge University Press. pp. 291-300.

van Noordwijk, M. A.; van Schaik, C. P. (1999). The effects of dominance rank and group size on female lifetime reproductive success in wild long-tailed macaques, *Macaca fascicularis*. *Primates* 40(1): 105-30.

Pereira, M. E. (1989). Agonistic interactions of juvenile savanna baboons. II. Agonistic support and rank acquisition. *Ethology* 80(1-4): 152-171.

Pereira, M. E.; Schill, J. L.; Charles, E. P. (2000). Reconciliation in captive Guyanese squirrel monkeys (*Saimiri sciureus*). *American Journal of Primatology* 50(2): 159-167.

Petit, O.; Thierry, B. (1991). Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaque. *Primate Report* 31: 30-31.

Petit, O.; Thierry, B. (1994). Aggressive and peaceful interventions in conflicts in Tonkean macaques. *Animal Behaviour* 48(6): 1427-1436.

Petit, O.; Thierry, B. (2000). Do impartial interventions in conflicts occur in monkeys and apes? Dans: Aureli, F.; de Waal, F. B. M. (Éds.). *Natural conflict resolution*. Berkeley: California University Press. pp. 267-269.

Prud'homme, J.; Chapais, B. (1993). Aggressive interventions and matrilineal dominance relations in semifree-ranging Barbary macaques (*Macaca sylvanus*). *Primates* 34(3): 271-283.

Prud'homme, J.; Chapais, B. (1996). Development of intervention behavior in Japanese macaques: Testing the targeting hypothesis. *International Journal of Primatology* 17(3): 429-443.

Roeder, J. J.; Fornasieri, I.; Gosset, D. (2002). Conflict and postconflict behaviour in two lemur species with different social organizations (*Eulemur fulvus* and *Eulemur macaco*): A study on captive groups. *Aggressive Behavior* 28(1): 62-74.

Rowell, T. E. (1974). The concept of social dominance. *Behavioral Biology* 11: 131-154.

Ruehlmann, T. E.; Bernstein I. S.; Gordon T. P.; Balcaen P. (1988). Wounding patterns in three species of captive macaques. *American Journal of Primatology* 14(2): 125-134.

Sackett, G. P.; Fredrickson, W. T. (1987) Social preferences by pigtail macaques: familiarity versus degree and type of kinship. *Animal Behaviour* 35: 603-607.

Schino, G.; Ventura, R.; Troisi, A. (2005). Grooming and aggression in captive Japanese macaques. *Primates* 46(3): 207-209.

Silk, J. B. (1982). Altruism among female *Macaca radiata*: Explanations and analysis of patterns of grooming and coalition formation. *Behaviour* 79: 162-188.

Silk, J. B. (1992). Patterns of intervention in agonistic contests among male bonnet macaques. Dans: Harcourt, A. H.; de Waal, F. B. M. (Éds.). *Coalition and alliances in humans and other animals*. New York: Oxford University Press. pp. 215-232.

Silk, J. B. (2002). The form and function of reconciliation in primates. *Annual Review of Anthropology* 31: 21-44.

van Schaik, C. P. (1989). The ecology of social relationships amongst female primates. Dans: Standen, V.; Foley, R. A. (Éds.). *Comparative Socioecology: the Behavioural Ecology of Humans and other Mammals*. Blackwell Scientific Publications. pp. 195-218.

Stevens, J. R., & Hauser, M. D. (2004). Why be nice? Psychological constraints on the evolution of cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*, 8, 60-65.

Stynes, A. J.; Rosenblum, L. A.; Kaufman, I. C. (1968). The dominant male and behavior within heterospecific monkey groups. *Folia Primatologica* 9: 123-134.

Swick, D.; Kaplan, J. R. (1985). Fight interference, dominance, and affiliation among male cynomolgus macaques living in unstable social groups. *American Journal of Primatology* 8(4): 368.

Thierry, B. (1990). Feedback loop between kinship and dominance: The macaque model. *Journal of Theoretical Biology* 145(4): 511-522.

Thierry, B. (2000). Covariation of conflict management patterns across macaque species. Dans: Aureli, F.; de Waal, F. B. M. (Éds.). *Natural conflict resolution*. Berkeley: California University Press. pp. 106-128.

Thierry, B.; Anderson, J. R.; Demaria, C.; Desportes, C.; Petit, O. (1994). Tonkean macaque behaviour from the perspective of the evolution of Sulawesi macaques. Dans: Roeder, J. J.; Thierry, B.; Anderson, J. R.; Herrenschmidt, N. (Éds.). *Current primatology. Social development, learning and behaviour* (Vol. 2). Strasbourg: Université Louis Pasteur. pp. 103-117.

Trivers, R. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46: 35-59.

de Waal, F. B. M. (1977). The organization of agonistic relations within two captive groups of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Zeitschrift für Tierpsychologie* 44: 225-282.

de Waal, F. B. M. (1978). Join-aggression and protective-aggression and captive *Macaca fascicularis*. Dans: Chivers, D. J.; Herbert, J. (Éds.). *Recent advances in primatology, vol. 1: Behaviour*. New York: Academic Press. pp. 577-579.

de Waal, F. B. M.; Brosnan, S. F. (2006). Simple and complex social reciprocity in monkeys and apes. Dans: Kappeler, P.; van Schaik, C. (Éds.). *Cooperation in Primates and Humans: Mechanisms and Evolution*. New York: Springer Press. pp. 85-105.

de Waal, F. B. M.; van Hooff, J. A. R. A. M.; Netto, W. J. (1976). An ethological analysis of types of agonistic interaction in a captive group of Java-monkeys (*Macaca fascicularis*). *Primates* 17(3): 257-290.

de Waal, F. B. M.; van Hooff, J. A. R. A. M. (1981). Side-directed communication and agonistic interactions in chimpanzees. *Behaviour* 77: 164-198.

de Waal, F. B. M.; Luttrell, L. M. (1985). The formal hierarchy of rhesus macaques: An investigation of the bared-teeth display. *American Journal of Primatology* 9(2): 73-85.

de Waal, F. B. M.; Luttrell, L. M. (1989). Toward a comparative socioecology of the genus *Macaca*: Different dominance styles in rhesus and stumptail monkeys. *American Journal of Primatology* 19(2): 83-109.

Walters, J. (1980). Interventions and the development of dominance relationships in female baboons. *Folia Primatologica* 34: 61-89.

Walters, J. R.; Seyfarth, R. M. (1987). Conflict and cooperation. Dans: Smuts, B. B.; Cheney, D. L.; Seyfarth, R. M.; Wrangham, R. W.; Struhsaker, T.T. (Éds.). *Primate societies*. Chicago: University of Chicago Press. pp. 306-317.

Watanabe, K. (1979). Alliance formation in a free-ranging troop of Japanese macaques. *Primates* 20: 459-474.

Widdig, A.; Streich, W. J.; Nuernberg, P.; Croucher, P. J. P.; Bercovitch, F. B.; Krawczak, M. (2006). Paternal kin bias in the agonistic interventions of adult female rhesus macaques (*Macaca mulatta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 61(2): 205-214.